REVUE SUISSE

DE

ZOOLOGIE

REVUE SUISSE
DE
ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

DE GENÈVE

GENÈVE
IMPRIMERIE KUNDIG
1968

TABLE DES MATIÈRES

Tome 75 — 1968

Fascicule 1

Fascicule 2

Fascicule 3

Fascicule 4

Tome 75 Fascicule 1 1968

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

GENÈVE
IMPRIMERIE KUNDIG
AVRIL 1968

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 75 — FASCICULE 1

Rédaction

Administration

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

1211 GENÈVE 6

PRIX DE L'ABONNEMENT:

SUISSE Fr. 105.— UNION POSTALE Fr. 110.—
(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées

à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*,

Muséum d'Histoire naturelle, Genève

† HERMANN GISIN
1917-1967

Notre collègue H. Gisin est décédé subitement à Genève le 16 août 1967. Né le 11 mars 1917 à Montreux, il était originaire de Bâle-Campagne. Il fit toutes ses études à Bâle et obtint son diplôme de doctorat en 1942.

Il fut engagé aussitôt comme entomologiste au Muséum de Genève, sur recommandation de son directeur de thèse Eduard Handschin. Il prit ses fonctions comme assistant de Jean Carl dès le début de 1943 et fit toute sa carrière scientifique au Muséum où il était, depuis 1958, conservateur principal des arthropodes.

Il a participé dès 1954 à la rédaction de la *Revue suisse de Zoologie,* mettant au service de notre périodique ses qualités exceptionnelles d'ordre et d'exactitude.

Le décès d'Hermann Gisin représente une perte grave, tant pour le Muséum que pour la *Revue suisse de Zoologie.*

E. Dottrens

Une biographie plus complète, ainsi que la liste des publications scientifiques de H. Gisin, paraîtront dans les *Actes de la Société helvétique des Sciences naturelles* 147 (1967): 159-165, 1968.

Tome 75, nº 1 — Mars 1968

Onychiurus severini Willem, 1902
(Collembola)

par

Hermann GISIN [1]
Muséum d'Histoire naturelle de Genève

Avec 3 figures dans le texte

Depuis que Willem (1902) a décrit cette espèce, d'après des échantillons des grottes de Han et de Rochefort, plus personne ne l'a récoltée ni réétudiée. On est toujours resté dans le doute quant à sa position systématique exacte, parce qu'on ignorait si les sensilles de l'organe antennaire III étaient lisses ou granuleux, ce qui définit traditionnellement deux groupes d'espèces différents.

En 1924, Denis a décrit une espèce d'une grotte pyrénéenne, *Onychiurus argus*, qu'il n'est pas possible de distinguer de *severini* d'après les seules descriptions publiées; c'est pourquoi on est réduit, dans les catalogues, à citer les deux formes comme des synonymes possibles.

Ce problème taxonomique devait être résolu par une étude des types (probablement non conservés) ou mieux de topotypes frais. C'est ce que j'ai pu entreprendre grâce aux récoltes faites par M. F. Delhez. Mes remerciements vont aussi à la Société Anonyme des « Grottes de Han-sur-Lesse et de Rochefort » qui a autorisé l'exécution de ces récoltes.

Il résulte de la comparaison des spécimens topotypiques de *severini* avec des *argus* de France et d'Espagne, qu'il s'agit effectivement de deux espèces très voisines; je peux néanmoins les distinguer par les trois caractères suivants:

[1] Après le décès subit de M. Hermann Gisin, la Direction du Muséum d'Histoire naturelle de Genève m'a demandé de m'occuper des travaux et des notes laissés en suspens par le défunt. C'est ainsi que j'ai trouvé un manuscrit prêt pour l'impression; je me suis permis d'y ajouter quelques identifications que j'ai eu l'occasion de faire moi-même et qui précisent la répartition géographique de l'espèce étudiée par M. Gisin. C'est ce manuscrit, ainsi complété, qui fait l'objet du présent article.

Maria Manuela da Gama

1. J'ai déjà eu l'occasion de préciser que l'espèce *argus* (Gisin 1963: 276, fig. 2) a 4 + 4 pseudocelles sur le thorax I; or *severini* en a 5 + 5, la paire supplémentaire étant la postérieure (fig. 1).

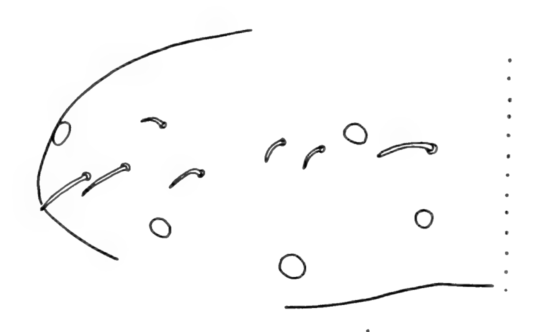


FIG. 1.

Onychiurus severini.

Tergite thoracique I, moitié gauche. Topotype provenant de la Grotte de Rochefort.

2. Les épines anales de *severini* sont nettement plus frêles que celles d'*argus* (fig. 2 et 3).

3. Toutes les soies du labium sont pointues et effilées chez *argus*, tandis que la soie de la papille sétigère médiale est émoussée chez *severini*.

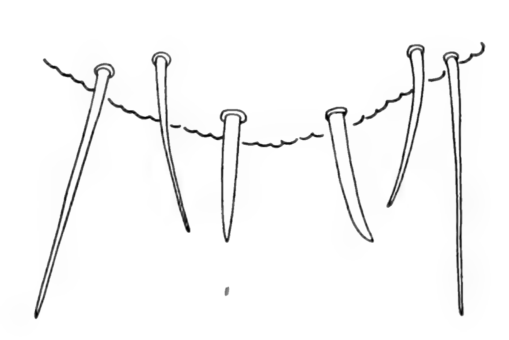


FIG. 2.

Onychiurus severini.

Epines anales, vue dorsale. Topotype provenant de la Grotte de Rochefort.

Le mâle de *severini*, comme celui d'*argus*, ne montre pas de soies ventrales différenciées.

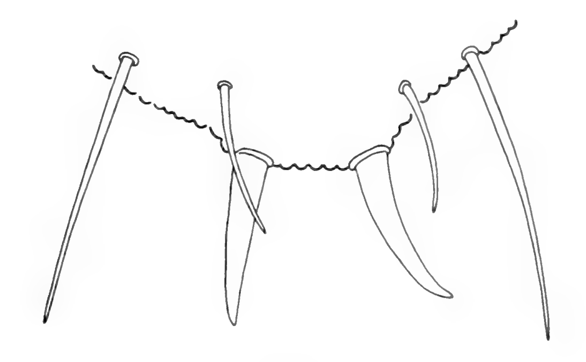


Fig. 3.

Onychiurus argus.

Epines anales, vue dorsale. Exemplaire provenant de Gaulois (Vercors méridional).

Matériel examiné — Belgique:

1) Grotte de Rochefort, 3 ex., été 1965, leg. F. Delhez.
2) Grotte de Steinlein, 1 ex., 29.3.1964, leg. F. Delhez.
3) Grotte de Ramioul, 1 ex., été 1965, leg. F. Delhez.
4) Grotte de Han, 8 ex., 3.10.1965. Idem, 3 ex., 1.11.1965. Idem, 18 ex., 13.2.1966, leg. F. Delhez.
5) Grotte du Père Noël, 1 ex., 20.3.1966, leg. F. Delhez.
6) Grotte des Végétations, 4 ex., 19.2.1967, leg. F. Delhez.

Tome 75, nº 2 — Mars 1968

Untersuchungen über die Nierenfunktionen von Meriones shawii

von

Petra GRISARD-OPERSCHALL
Zoologische Austalt der Universität Basel

Mit 6 Textfiguren und 8 Tabellen

INHALTSVERZEICHNIS

EINLEITUNG UND PROBLEMSTELLUNG

Unsere Vorstellungen über den Mechanismus der Harnkonzentrierung oder — verdünnung in der Säugerniere basieren auf der Interpretation (Hargitay und Kuhn 1951) der Beobachtung (Wirz, Hargitay und Kuhn 1951), dass sich zwischen corticomedullärer Grenze und der Nierenpapillenspitze ein Konzentrationsgradient entwickeln kann. An der Bildung dieses Gradienten beteiligen

sich u.a. Natrium, Chlor und Harnstoff, der Harn in den Henleschen Schleifen und in den Sammelrohren (hier abhängig von der Präsenz von antidiuretischem Hormon) (HARGITAY und KUHN 1951), aber auch das Plasma in den Blutgefässen der Papille (WIRZ, HARGITAY und KUHN 1951) und die Gewebszellen selbst (ULLRICH, DRENCKHAHN und JARAUSCH 1955). Die anatomische Voraussetzung für den Aufbau eines solchen Konzentrationsgradienten ist die Anordnung der Henleschen Schleifen, der Sammelrohre und der Vasa recta in parallelen Strängen sodass zwei in entgegengesetzter Richtung fliessende Ströme zwischen sich Stoff und Energie austauschen können. Solche Gegenstromsysteme können als einfache Austauscher wirken (Wärmeaustauscher in der Technik und in der Natur, hier z.B. in den Extremitäten von arktischen Land- und Wassersäugern) oder sie können als Vervielfacher wirken, wie dies W. KUHN z.B. zur Auftrennung von Lösungen optischer Isomeren verwendet hat. Der Einzeleffekt der in der Niere vervielfacht wird, d.h. die eigentliche vis a tergo, wurde bereits von WIRZ 1956 als durch einen aktiven Natriumtransport aus der aufsteigenden wasserundurchlässigen Henleschen Schleife verursacht aufgefasst. Spätere Untersuchungen haben diese Vorstellungen nicht wesentlich zu präzisieren vermocht, obschon sehr viel Arbeit auf den Nachweis eines solchen Natriumprimäreffekts und die genaue Lokalisation dieses Vorganges verwendet wurde.

In der Zwischenzeit sind verschiedene Beobachtungen gemacht worden, welche nur schwer mit der skizzierten Vorstellung über die Natur des Einzeleffektes in Einklang zu bringen sind. So haben Untersuchungen von SCHMIDT-NIELSEN und R. O'DELL (1959) bzw. SCHMIDT-NIELSEN, B., R. O'DELL und H. OSAKI (1961) ergeben, dass die unter verschiedenen Versuchsbedingungen erreichbare maximale Elektrolytkonzentration bei so verschiedenen Tieren wie Schaf und *Psammomys* direkt von der Harnstoffkonzentration abhängig ist. O'DELL, SCHLEGEL und CUELLAR (1962) beobachteten, dass unter Stop-flow Bedingungen der Harnstoffgradient in der Nierenpapille nur wenig schwindet, während andererseits von ULLRICH (1962) bei Mikroinjektionsversuchen in absteigenden und in aufsteigenden Henleschen Schleifen keine Anzeichen von aktiver Natriumresorption gefunden werden konnten. Es besteht demnach das dringende Bedürfnis, noch mehr Details über die Harnstoff- und Elektrolytverhältnisse in der Säugerniere in Erfahrung zu bringen.

Als Versuchstier wurde der nordafrikanische Wüstennager *Meriones shawii shawii* (Duvernoy) herangezogen, da diese Species bereits von HUMMEL (1963) zu Untersuchungen des Wasser- und Elektrolythaushaltes benutzt worden war, und da deren Aufzucht und Haltung durch weitere Untersuchungen im selben Institut (Sandoz Basel) gewährleistet war.

Ich möchte der Medizinisch-Biologischen Forschung der Firma Sandoz AG Basel (Direktor: P. D. Dr. med. A. Cerletti) danken für die grosszügige Gast-

freundschaft, die mir und den *Meriones* während meinen Untersuchungen gewährt wurde. Danken möchte ich auch Professor Dr. E. Flückiger für die Problemstellung und für die Förderung meiner Arbeit.

I. DIE VERTEILUNG VON HARNSTOFF SOWIE NATRIUM UND KALIUM IN DER NIERE BEI VERSCHIEDENEN FUNKTIONSZUSTÄNDEN

Für den gesamten osmotischen Gradienten zwischen Cortex und Papille ist nicht nur die Natriumkonzentration (MOREL 1961), sondern auch die unterschiedliche Harnstoffkonzentration (SCHMIDT-NIELSEN 1961) (O'DELL 1963) in den verschiedenen Nierenabschnitten verantwortlich. Für diese Harnstoffanhäufung liess sich noch keine befriedigende Erklärung finden, obwohl man in den letzten Jahren eine grosse Anzahl von Ergebnissen durch Mikropunktionsuntersuchungen (LASSITER, GOTTSCHALK and MYLLE 1961; GOTTSCHALK und Mitarbeiter 1963; ULLRICH und Mitarbeiter 1963), Nierengewebsanalysen (SCHMIDT-NIELSEN and O'DELL 1961; WIRZ, HARGITAY und KUHN 1951) und Clearanceuntersuchungen, sowie das Verhalten des Harnstoffs an Membranen (NIESEL 1963) und sein Auftreten in der Nichtsäugerniere (PITTS and KORR 1938; KEMPTON 1953; GRAFFLIN 1936; MARSHALL 1932) erhielt.

Der Arbeit von HUMMEL (1963) über die Konzentrationsarbeit der *Meriones*-niere ist zu entnehmen, dass bei erwachsenen Tieren unter ADH-einfluss ein maximaler Natriumgradient zwischen Cortex und Papille von 3.2 aufgebaut wird, der bei starker Wasserdiurese auf Werte von 1.6 absinkt. Diese Befunde sollen nun durch die Bestimmung der Verteilung des Nichtelektrolyts Harnstoff unter ebenfalls verschiedenen Funktionszuständen erweitert werden. Da parallel dazu auch noch die Elektrolytkonzentrationen gemessen wurden, ist damit der Anschluss an die Arbeit von HUMMEL erreicht und der Gesamt-Konzentrationsgradient bestimmbar.

Methodik.

Für die vorliegenden Versuche wurden adulte männliche und weibliche *Meriones* verwendet, deren Körpergewicht zwischen 130—200 g lag. Die Tiere konnten sich während mindestens vier Wochen an die Laboratoriumsbedingungen gewöhnen, die sich nicht von den klimatischen Verhältnissen im Tierstall mit 23—24° C Raumtemperatur und ca. 40% Luftfeuchtigkeit unterschieden.

Nach dieser Anpassungszeit wurden die Tiere in folgende vier Diätgruppen eingeteilt:

1. Normal-Diät: *Meriones* mit völlig normalen Futterbedingungen, d.h. kohlehydratreiche Presslinge (Hersteller: Firma Bracher, Papiermühle Bern) mit

Zusätzen von Fett, Fleisch, Aktivkohle und Vitaminen, dazu ein aus Getreidekörnern, Sonnenblumenkernen und Rapssamen zusammengesetztes Körnerfutter. Alle zwei bis drei Tage wurde zusätzlich etwas Salat oder einige Karottenstücke verabreicht (N-Diät).

2. Salat-diät: diese Gruppe erhielt während zwei Tagen nur Salat *ad libitum* (S-Diät).
3. Trockenfutter-Diät: hier wurden während fünf Tagen vorwiegend kohlehydratreiche Presslinge ohne weitere Beigaben verfüttert (Tr-Diät).
4. Eiweissreiche Diät: ausschliessliche Fütterung mit Sojabohnen. Die Kontrolle über die tatsächlich aufgenommene Sojabohnenmenge war nicht gut möglich, da das den *Meriones* gegebene Futter nicht in einem Behälter liegt, sondern frei im Stroh verteilt ist (Pr-Diät).

30 Minuten vor dem Töten der Tiere durch dekapitieren, wurde ihnen 5 mg/kg Heparin s.c. injiziert, um so die für die Analysen nötige Blutentnahme zu erleichtern. Nach dieser halben Stunde wurden sofort die beiden Nieren herausgenommen, durch einen Parasagittalschnitt in zwei Hälften geteilt und aus dem Cortex, der äusseren Medulla und der inneren Medulla je eine Probe von circa 10—20 mg herausgeschnitten. Diese Stücke wurden in abgeschliffenen Wägeschälchen gewogen und für die Natrium- und Kaliumbestimmung in 25 ml Kolben mit 0.25 ml HNO_3 conc. p.A. nass verascht. Nachdem die Gewebestücke völlig zerfallen waren, konnte das nun frei gewordene Natrium und Kalium flammenphotometrisch nachgewiesen werden.

Für die Harnstoffbestimmung wurden die Nierenstücke in 0,2 ml 0,9% NaCl eingefroren. Durch Aufbewahrung im Tiefkühlfach, konnten so die Gewebestücke unbedenklich längere Zeit konserviert werden, um dann bei Gelegenheit aufgearbeitet zu werden. Dieses Weiterverarbeiten geschah durch mehrmaliges Verreiben der gefrorenen Nierenstücke in einer Porzellanreibschale mittels eines Pistills. 1—2,5 ml des Extraktes wurden dann für die Harnstoffbestimmung verwendet: diese erfolgte auf enzymatischem Wege, wobei der Harnstoff durch Urease in Ammoniak und CO_2 zerlegt wird und ersterer dann durch Nesslers Reagens nachgewiesen wird. Die Reagentien wurden in Form der Böhringer Test-Kombination (Nr. TC-U 15.991) benützt.

Es wurden zwei verschiedene Untersuchungsreihen durchgeführt: In der Serie 1) wurde jeweils die eine Niere zu Elektrolytanalysen, die andere zu Harnstoffanalysen verwendet: hierbei kamen jeweils ein Stück Cortex und die gesamte Papille (Mark) zur Untersuchung. Die Harnstoffwerte dieser Serie wurden in μmol ausgedrückt, um sie mit den Elektrolytdaten (μeq) addieren zu können.

In der Serie 2) wurden beide Nieren eines Tieres zur Harnstoffanalyse, unter Verzicht auf Elektrolytbestimmungen, verwendet. Die Papille wurde jeweils in

den Basisabschnitt (äussere Medulla) und Papillen „spitze“ (innere Medulla) geteilt, um damit Unterschiede in der Harnstoffverteilung innerhalb der Papille erkennen zu könnten. Die Resultate dieser Analysen sind in mg % ausgedrückt und können mit dem Plasma- oder Urin-Harnstoffspiegel verglichen werden. Gleichzeitig eignete sich dieses Vorgehen um abzuklären, ob die rechte und die linke Niere quantitativ gleichartig funktionieren oder ob wesentliche Unterschiede bemerkbar würden.

Resultate.

Serie 1):

Die Resultate dieser Untersuchungsreihe sind in Tabelle 1 dargestellt. Der *Harnstoffgehalt* des Nierencortex der Ratte, der S-Diät und der Tr-Diät *Meriones* lag zwischen rund 0,30—0,40 µmol/10 mg Gewebe. Demgegenüber war der Gehalt der Papille bei allen drei Tiergruppen wesentlich höher, sodass ein Verhältnis Papille zu Cortex von 9,1 bei der Ratte, 6,4 bei den S-Diät *Meriones* und 21,3 bei den Tr-Diät *Meriones* resultierte.

Der *Natriumgehalt* des Nierencortex von Ratte, S-Diät- und Tr-Diät-*Meriones* betrug 0,59 bis 0,63 µeq/10 mg Gewebe. Die Papillen wiesen unterschiedlich höhere Werte auf, sodass das Verhältnis Medulla zu Cortex 3,0 bei den Ratten, 1,6 bei den S-Diät- und 4,3 bei den Tr-Diät-*Meriones* ergab.

Der *Kaliumgehalt* des Cortexgewebes betrug sehr einheitlich 0,72 bis 0,74 µeq/10 mg. In den Papillen waren die Werte bei der Ratte gleich wie im Cortex; bei den S-Diät-*Meriones* ergab die Kaliumkonzentration 0,59 µeq/10 mg und bei den Tr-Diät *Meriones* 0,80 µeq/10 mg Gewebe.

Die Konzentrationsunterschiede von Harnstoff, Natrium und Kalium zwischen Cortex und Papille zeigten für die Ratte, die S-Diät *Meriones* und die Tr-Diät *Meriones* Werte von 3,43, 2,44 und 5,98. Berücksichtigt man nur die Werte von Harnstoff und Natrium, so ergeben sich die Werte 5,2, 3,7 und 10.

Serie 2):

Die Resultate dieser nur den *Harnstoff* berücksichtigenden Untersuchungsreihe sind in den Tabellen 2—5 entsprechend den Versuchsbedingungen geordnet.

Bei Normaldiät wiesen *Meriones* (5 Tiere) bei einem Harnstoffspiegel im Blut von ca. 43 mg%, im Cortex eine Konzentration von 174 mg% auf. Die äussere Medulla enthielt demgegenüber bereits 2664 mg% und die innere Medulla ergab 4010 mg%. Die innere Medulla enthielt in jeder einzelnen Niere wesentlich mehr Harnstoff als die äussere. Die Harnanalysen ergaben bei diesen Tieren 8180 bis 10.870 mg%, im Durchschnitt 9504 mg%. In dieser Gruppe von Tieren ist keine Korrelation zwischen den Extremwerten der Blut-, Papillen- und Harnkonzentrationen ersichtlich.

Tab. 1

Verteilung von Harnstoff, Natrium und Kalium in der Niere bei verschiedenen Funktionszuständen.

Tier	Diät	Anzahl	Harnstoff (*U*) µmol/10 mg Gewebe		$U_M : U_C$	Natrium µeq/10 mg Gewebe		$Na_M : Na_C$	Kalium µeq/10 mg Gewebe	
			Cortex	Medulla		Cortex	Medulla		Cortex	Medulla
Ratte	N-Diät	5	0,35 ± 0,01	3,2 ± 0,29	9,1	0,63 ± 0,02	1,88 ± 0,60	3,0	0,72 ± 0,08	0,74 ± 0,09
Meriones	S-Diät	7	0,42 ± 0,01	2,7 ± 0,24	6,4	0,59 ± 0,02	0,98 ± 0,22	1,6	0,74 ± 0,02	0,59 ± 0,03
Meriones	Tr-Diät	3	0,29 ± 0,02	6,3 ± 0,12	21,3	0,60 ± 0,03	2,58 ± 0,24	4,3	0,73 ± 0,05	0,80 ± 0,03

Gradient aus der [*Na*] + [*U*] zwischen Medulla und Cortex:
Ratte: 5,2
S-Diät *Meriones*: 3,7
Tr-Diät *Meriones*: 10,0

Gradient aus der [*Na*] + [*K*] + [*U*] zwischen Medulla und Cortex:
Ratte: 3,42
S-Diät *Meriones*: 2,44
Tr-Diät *Meriones*: 5,98

Bei *Meriones*, die während zwei Tagen nur Salat und Karotten erhielten, wurde im Blut 33 mg% Harnstoff und im Cortex 163 mg% gemessen. Die äussere Medulla wies bei 4 von 5 Tieren einen Gehalt von 1251 mg% auf; ihre innere Medulla zeigte Werte von im Mittel 1065 mg% auf und der Harn 2050 mg%. Das 5. Tier, dessen Blut- und Cortexharnstoff dem Durchschnitt der übrigen Tiere entsprach, hatte in der äusseren Medulla 768 bzw. 865 mg% Harnstoff, und in der inneren Medulla 1041 bzw. 755 mg%. Der Urin wies 2100 mg% Harnstoff auf. Das Tier mit dem niedrigsten Blutwert wies weder in den verschiedenen Nierengeweben, noch im Harn die niedrigsten Analysenwerte auf, und das Tier mit den niedrigsten Papillenwerten zeigte weder im Blut noch im Harn von den übrigen Tieren abweichende Harnstoffkonzentrationen.

TAB. 2

Verteilung von Harnstoff bei N-Diät.

Gesamtblut mg %[1]	Cortex mg %	äussere Medulla mg %	innere Medulla mg %	Harn mg %
46	241 286	2878 2698	4294 3987	8200
38	147 111	3093 3215	4297 4279	8180
46	141 181	2334 2350	4545 4545	9830
44	97 115	2410 2686	3936 3181	10870
42	223 198	2440 2539	3235 3807	10440

[1] 1. Kolonne: mg pro 100 cm³ Vollblut
2.—4. Kolonne: mg pro 100 g Frischgewebe
letzte Kolonne: mg pro 100 cm³ Harn.

Durch Verlängerung der Salatdiät über zwei Tage hinaus, sank zwar der Harnstoffgehalt des Urins noch etwas weiter ab, der Nierencortex und das Blut veränderten sich jedoch nicht. Eines von 4 untersuchten Tieren wies in der Papille Werte unter 1000 mg% auf, die übrigen drei ergaben 1500 bis 3400 mg%, im Durchschnitt 1834 mg%. Diese Werte sind höher als die der oben besprochenen Gruppen. Bei zwei der 4 Tiere war die Harnkonzentration niedriger als der Harnstoffgehalt der inneren Medulla.

Bei beiden Salat-Diätgruppen wurden ähnliche Konzentrationswerte in äusserer und innerer Medulla gefunden: die 18 untersuchten Nieren ergaben 4 mal Gleichheit, 10 mal eine höhere Konzentration in der äusseren Medulla und 4 mal eine höhere Konzentration in der inneren Medulla.

Tab. 3

Verteilung von Harnstoff bei S-Diät.

A. *S-Diät 2 Tage.*

Gesamtblut mg %	Cortex mg %	äussere Medulla mg %	innere Medulla mg %	Harn mg %
36	229 164	1307 1671	1301 1332	2000
27	153 120	1332 1166	1238 996	2050
34	123 162	1059 1200	1014 834	2000
34	190 199	865 768	755 1041	2100
34	134 155	1089 1192	1044 1096	2100

B. *S-Diät > 2 Tage.*

23	169 150	725 673	865 743	1940
33	171 203	1856 1551	1791 1481	2060
31	116 237	3433 2556	3291 2583	1890
31	172 126	2002 1686	1984 1933	1150

Meriones, die auf Trockendiät gehalten wurden, ergaben 53 bis 67 mg%, im Mittel 61 mg% Blutharnstoff, und 166 mg% im Cortex. Die äussere Medulla wies im Mittel 3329 mg% auf, die innere Medulla 5758 mg% mit einer Variation

von 2800 bis 7200 mg%. In jeder Niere enthielt die äussere Medulla weniger Harnstoff als die innere. Der Urin enthielt im Mittel 13.580 mg%, drei Tiere hatten 12.400—12.800, zwei Tiere 15.000 mg% Harnstoff.

TAB. 4

Verteilung von Harnstoff bei Tr-Diät.

Gesamtblut mg %	Cortex mg %	äussere Medulla mg %	innere Medulla mg %	Harn mg %
53	213 246	5012 4471	7165 5744	12 400
58	168 227	3060 2918	5814 4988	12 700
61	134 112	2617 2396	5716 6069	15 100
64	104 176	3603 3569	6637 6318	12 800
67	154 122	3948 1692	6346 2785	14 900

TAB. 5

Verteilung von Harnstoff bei Sojabohnen-Fütterung.

Gesamtblut mg %	Cortex mg %	äussere Medulla mg %	innere Medulla mg %	Harn mg %	Dauer der Diät Tage
70	192 233	2052 5330	3068 5822	13 830	9
78	199 149	5243 3154	6999 3946	13 500	10
88	406 320	6740 2565	9400 4848	17 500	12
105	271 249	2456 4253	3948 6509	—	14
116	243 238	4063 2867	6074 4176	15 200	15

Wurde zusätzlich zur Trockendiät noch der Wasserhaushalt durch den Stickstoffreichtum des Futters beansprucht, dann wiesen die 5 untersuchten *Meriones* 70 bis 116 mg% Blutharnstoff auf. Der Blutspiegel stieg mit der Dauer der Diät (9—15 Tage). Im Cortex wurden 250 mg% gefunden. Die äussere Medulla ergab im Mittel 3872 mg% (2050 bis 6740), die innere Medulla 5480 mg% (3070 bis 9400). In jedem Fall war der Harnstoff in der inneren Medulla höher konzentriert als in der äusseren, auffallend waren jedoch die grossen Konzentrationsunterschiede zwischen den beiden Nieren der einzelnen Tiere. Bei 4 Tieren ergab der Harn 13.500 bis 17.500 mg% Harnstoff, im Mittel 15.070 mg%; beim fünften *Meriones* konnte keine Harnanalyse gemacht werden.

Diskussion.

Die Resultate von Hummel (1963) über die Verteilung der Elektrolyte in der Niere der *Meriones* konnten vollauf bestätigt werden. Die Natriumkonzentration im Cortex zeigt unter Einfluss der verschiedenen Diäten stets die gleichen Werte. Sie wird offensichtlich vom Funktionszustand der Niere nicht beeinflusst. Sehr stark verändert sich aber jeweils die Natriumkonzentration der Papille. So konzentrieren die Trockentiere das Natrium zwischen Cortex und Papille 2,7 mal so stark wie die S-Diät *Meriones*, und fast 1,4 mal so stark wie die Ratte auf Normaldiät.

Das Kalium, das sich nicht an der Errichtung eines Konzentrationsgradienten in der Niere beteiligt, zeigte bei allen drei Tiergruppen Konzentrationen im Cortex von 0,72—0,74 μeq/10 mg Gewebe. Die Werte in der Papille sind bei der Ratte und den Trockentieren gleich denen im Cortex und nur bei den Salattieren um 20% niedriger.

Nach Angaben von Schmidt-Nielsen (1961) macht bei Tieren mit langen Henleschen Schleifen — was bei den *Meriones* der Fall ist — der Harnstoff 50% des osmotischen Konzentrationsgradienten aus. Der zuerst untersuchte Natriumgradient zwischen Papille und Cortex beträgt für die S-Diät *Meriones* 1,6 und für die Tr-Diät *Meriones* 4,3. Demzufolge wurde ein gesamtosmotischer durchschnittlicher Gradient von 3,2 für die S-Diät *Meriones* und von 8,6 für die Tr-Diät *Meriones* erwartet. Die in Tabelle 1 aufgeführten Resultate zeigen, dass die gefundenen Werte von 3,7 bzw. 10,0 für den Gesamtgradienten den Voraussagen entsprechen. Im Vergleich dazu beträgt die Harnstoffkonzentration in der Papille der Ratte nur 3,2 μmol/10 mg Gewebe und liegt damit unter 50%.

Vergleicht man die prozentuale Beteiligung der Natrium- und Harnstoffkonzentration in Cortex und Papille vom Ratte, S-Diät- und Tr-Diät *Meriones*, dann ergibt sich das folgende Bild: Im Cortex überwiegt das Natrium mit jeweils 64, 58 und 67%, wohingegen in der Papille der Harnstoff 63, 73 und 71% ausmacht. So kommt es auch zu den hohen Gradienten für Harnstoff (9,1-6,4-21,3) und den im Vergleich dazu niedrigeren für Natrium mit 3,0,

1,6 und 4,3. Das Verhältnis zwischen der Natrium und der Harnstoffkonzentration in der Papille ist das gleiche, aber die Tr-Diät *Meriones* haben im Cortex eine fast 30% niedrigere Harnstoffkonzentration als die S-Diät *Meriones*.

Die mit Salat gefütterten *Meriones* (Tab. 3) zeigen ein ähnliches Harnstoffverteilungsmuster in der Niere wie die von SCHMIDT-NIELSEN (1959) untersuchten, mit einer niedrigen Eiweissdiät ernährten Schafe: bei beiden sind die höchsten Konzentrationen in der äusseren Medulla zu finden. Hingegen übersteigt bei den *Meriones* die Harnstoffkonzentration der Papillenspitze nicht in allen Fällen die des Harns, sondern nur bei zwei von vier der während längerer Zeit mit Salat gefütterten Wüstennager, woraus hervorgeht, dass es zur Erreichung eines Gleichgewichts eben eine gewisse Zeit braucht. Bei S-Diät *Meriones* ist aber immer die höchste Konzentration in der äusseren Nierenmarkzone zu finden. Auch ULLRICH und Mitarbeiter (1955) konnten bei ihren Versuchen immer einen kleinen, jedoch signifikanten Anstieg des osmotischen Druckes in der äusseren Nierenmarkzone nachweisen, der selbst während starker Diurese nicht zum Verschwinden zu bringen war.

Meriones auf Trockendiät zeigen nahezu identische Harnstoffwerte in der Niere wie die von SCHMIDT-NIELSEN (1962) in Antidiurese untersuchte weisse Ratte. Bei beiden also Plasmakonzentrationen von 60 mg%, Cortexwerte um 200 mg% und maximale Konzentrationen in der Papillenspitze bis zu 7300 mg%. Die eigenen Untersuchungen an der weissen Ratte während Normaldiät ergaben einen Durchschnittswert der Harnstoffkonzentration in der Papille von 1940 mg%. Die *Meriones* können aber den Harn bedeutend höher konzentrieren, indem bei ihnen Harnstoffkonzentrationen im Urin bis zu 15.000 mg% nachweisbar sind.

Um die maximale Leistungsfähigkeit der Merionesniere zu prüfen, wurden die Tiere während verschieden langer Zeit mit Sojabohnen gefüttert. Diese Diät, die 40% Eiweiss enthält, bedeutet eine starke zusätzliche Stickstoffbelastung für die Tiere und ihr Ausscheidungssystem. Da ihre natürliche Diät aber ebenfalls zu einem grossen Teil aus trockenen Samen mit manchmal sehr hohen Proteingehalten besteht, sind sie in freier Wildbahn wahrscheinlich oft ähnlichen Stickstoffbelastungen ausgesetzt. Wie aus Untersuchungen von HUMMEL (1963) bekannt ist, tritt nach Belassen auf dieser Diät nach 18 Tagen der Tod ein, wobei das Körpergewicht um 32% gesunken ist. Im vorliegenden Versuch verzeichneten die Tiere nach 14 Tagen einen Gewichtsverlust von 13—15%. Im Gegensatz zur Känguruhratte (SCHMIDT-NIELSEN 1948) bei der kurz vor dem Tod die Harnstoffkonzentration im Plasma auf das 4-fache ansteigt, zeigen die *Meriones* einen stetigen Anstieg. Nach zwei Wochen findet man bei ihnen Werte bis 120 mg%.

Tabelle 6 gibt eine Zusammenfassung der Untersuchungen über die Verteilung des Harnstoffs wieder. Der Quotient zwischen den Konzentrationen in Harn und Papille ist bei allen Gruppen gleich gross, hingegen kann das mit Trockenfutter

ernährte *Meriones* den Harnstoff zwischen Blut und Harn 3 mal so stark konzentrieren wie die S-Diät *Meriones*. Ausserdem lässt sich bei den *Meriones* unter

TAB. 6

Harnstoff-Gradienten.

	$U_M : U_C$	$U_H : U_B$	$U_H : U_M$
N-Diät	20—30	200	2,2
S-Diät	8—10	80	1,8
Tr-Diät	35—45	250	2,1
Sojabohnendiät . .	25—35	200	2,2

B: Blut *C*: Cortex *H*: Harn *M*: Medulla

Einfluss der verschiedenen Futtergaben ein linearer Anstieg zwischen der Harnstoffkonzentration im Blut und der inneren Medulla aufzeigen (Fig. 1).

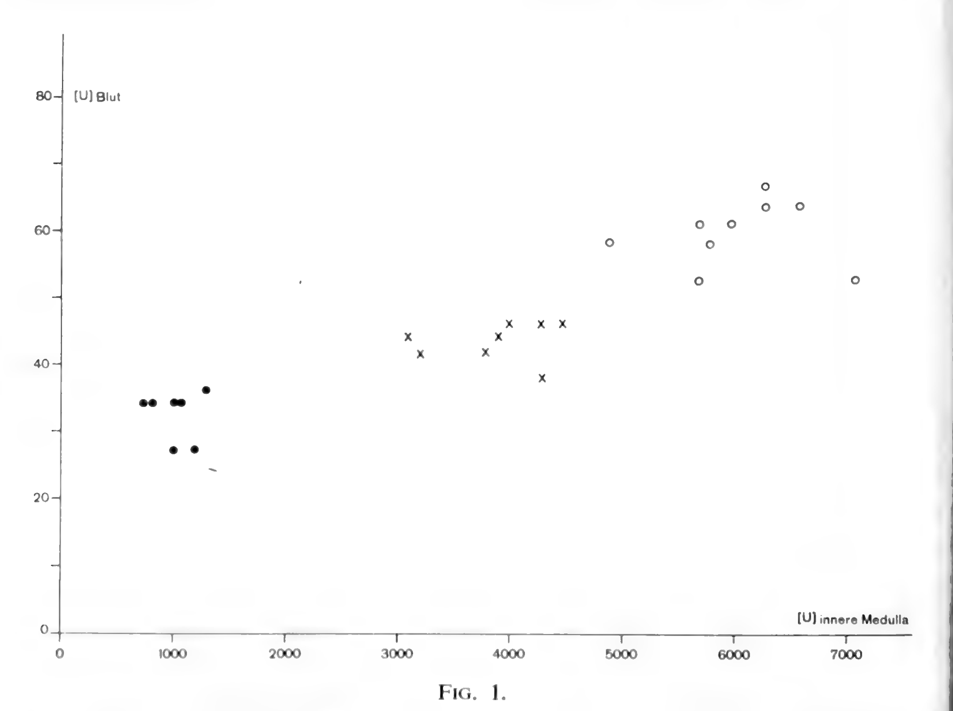


FIG. 1.

Harnstoffkonzentration im Blut und der inneren Medulla.

● Salatdiät × Normaldiät o Sojabohnendiät

Die unter Einfluss der verschiedenen Diäten beobachteten Veränderungen der Harnstoffkonzentration in der Niere der *Meriones*, konnte auch bei anderen Nagern (Bray and Preston 1961; Schmidt-Nielsen und Mitarbeiter 1961) und bei Wiederkäuern (Schmidt-Nielsen and O'Dell 1959; Lassiter und Mitarbeiter 1961; Schmidt-Nielsen 1957) gefunden werden. Die Harnstoffkonzentration steigt immer von der Nierenrinde zum Nierenmark hin an, nur ist das Ausmass des Anstiegs verschieden gross. Solche Harnstoffkonzentrationen können sich nur dann aufbauen, wenn dem Nierenmark mehr Harnstoff zugeführt wird, als durch das Gegenstromsystem der Gefässe und der Tubuli abfliesst.

Die Frage ist nun wie es zu solchen Harnstoffanhäufungen in der Medulla kommen kann. Hierbei sind zwei Situationen zu unterscheiden:

1) wenn die Harnstoffkonzentration in der Medulla niedriger ist als im Harn (Tr-Diät *Meriones*, Ratte)

2) wenn die Harnstoffkonzentration in der Medulla grösser ist als im Urin (S-Diät *Meriones*).

Ist die Harnstoffkonzentration im Harn grösser als in der Papille, was bei der normal ernährten Ratte und den *Meriones* auf Trockenfutter der Fall ist, dann könnte der medulläre Harnstoff durch passive Diffusion von den Sammelrohren her ansteigen. Ullrich und Mitarbeiter (1961), sowie Berliner und Mitarbeiter (1958) vertreten auf Grund ihrer Versuche diesen passiv vor sich gehenden Prozess und finden in den Versuchen von Truniger (1964) bei der weissen Ratte auf hohen Eiweissdiät eine Bestätigung. Bray und Preston (1961) treten hingegen für einen aktiven Prozess ein, d.h. also Rückresorption des Harnstoffs aus den Sammelrohren entgegen einen Konzentrationsgradienten.

Ist die Harnstoffkonzentration in der Medulla höher als im Urin, dann gibt es mehrere Möglichkeiten der Erklärung wobei aber einige in letzter Zeit experimentell wiederlegt worden sind:

1) Als erstes käme eine Gegenstrommultiplikation des Harnstoffs durch die Henleschen Schleifen in Frage. Eine derartige Möglichkeit könnte bis jetzt nur auf Grund der von Schmidt-Nielsen am Schaf vorgenommenen Untersuchungen vermutet werden. Schafe, die mit einer niedrigen Eiweissdiät gefüttert worden waren, zeigten eine höhere Harnstoffkonzentration in der Medulla als im Urin, wobei die Höchstwerte in der äusseren Medulla zu finden waren. Die Harnstoffkonzentrationen in der inneren Medulla waren immer niedriger als in der äusseren Markzone, aber immer noch höher als im Harn. Daraufhin schlugen die Autoren vor, dass der Harnstoff aktiv von den dicken Abschnitten des aufsteigenden Astes der Henleschen Schleifen transportiert würde, und dass die Sammelrohre für Harnstoff undurchlässig seien.

Andrerseits schalten Mikropunktionsuntersuchungen an der Ratte durch LASSITER, GOTTSCHALK and MYLLE (1961), die Henleschen Schleifen als Ort des aktiven Transportes von Harnstoff aus, weil sich aus ihren Untersuchungen ergab, dass in der normalen Rattenniere mehr Harnstoff die Medulla in den Henleschen Schleifen verlässt als vom proximalen Tubulus her einströmt.

2) Eine andere Möglichkeit zur Erklärung der Anhäufung von Harnstoff bestünde im Transport des Harnstoffs durch die Sammelrohre. Am Beispiel des Goldhamsters liess sich zeigen (KLÜMPER, ULLRICH und HILGER 1958), dass die Sammelrohre während der Antidiurese Harnstoff verlieren. Dadurch häuft sich der Harnstoff entlang einem Konzentrationsgradienten an, der durch die Wegnahme von Wasser aus den Sammelrohren entstanden war.

3) Des weiteren könnten die Unterschiede in der Anhäufung von Harnstoff an Unterschieden in der gefilterten Menge an Harnstoff liegen. Zu dieser Vermutung kam man durch Ergebnisse an Ratten, die bei niedriger Eiweissdiät eine kleinere Menge Harnstoff filtrieren als bei hoher Eiweissdiät. TRUNIGER (1964) widerlegte diese Ergebnisse durch seine Versuche, bei denen das Verhältnis zwischen Harn und Papille bei niedriger Eiweissdiät und selbst bei 30-facher Erhöhung der filtrierten Menge unverändert blieb.

4) Erst kürzlich konnte bei *in vitro* Versuchen gezeigt werden, dass Harnstoff in der Papille neu gebildet werden kann (CARLISKY 1963). TRUNIGER verneint diese Möglichkeit als einzige Erklärung zwar, kann sie aber nicht ganz von der Beteiligung bei der Bildung eines Harnstoffpools in der Medulla ausschliessen.

5) Auch die unter Vasopressingaben auftretenden höheren medullären Osmolaritäten fanden verschiedene Deutungen. LEVITIN und Mitarbeiter (1962) führten sie auf eine Verlangsamung des medullären Blutstroms durch dieses Hormon zurück. Auch THURAU, DEETJEN und KRAMER (58) fanden bei ihren Untersuchungen an Hunden, dass der bei Wasserdiurese auftretende Anstieg des medullären Blutstroms durch ADH wieder rückgängig gemacht werden kann. SAIKIA (1965) sieht die Wirkung von ADH in einer Steigerung der Permeabilität des distalen Tubulus und der Sammelrohre gegenüber Wasser und Harnstoff. Ihre Ansicht wird erhärtet durch die Beobachtungen von JAENIKE (1961) und GARDNER (1964) und ihre Mitarbeiter, wonach die Sammelrohre unter Vasopressin eine erhöhte Permeabilität für Harnstoff aufweisen.

Dann konnte durch DEL GRECO (11), BERLINER und Mitarbeiter (1957) sowie VALTIN (1966) gezeigt werden, dass der Harn auch in Abwesenheit von Vasopressin konzentriert werden kann, wenn das Körperflüssigkeitsvolumen eingeschränkt worden war. Daraufhin verlagerte sich das Interesse von den Permeabilitätsänderungen anderen Vorgängen zu, so z.B. der glomerulären Filtrationsrate und der medullären Durchblutung. Unter der Annahme eines

Abfalles der glomerulären Filtrationsrate bei dehydrierten Tieren, würde weniger Flüssigkeit in das distale Nephron gelangen und dort könnte eine bessere Harnstoffrückresorption stattfinden als während normaler glomerulärer Filtration. Gleichzeitig kann es zu einem Abfall der medullären Durchblutung kommen, wodurch die Möglichkeit zur Stapelung von Natrium und Harnstoff verbessert würde. Das Ausmass dieses Prozesses ist nicht von der im Blut vorhandenen Vasopressinkonzentration abhängig, sondern vom Ausmass der Dehydratation, wobei die verschiedenen Tierspecies eine unterschiedliche Toleranz gegenüber Austrocknung zeigen.

Nachdem im vorliegenden Kapitel gezeigt werden konnte, dass die Harnstoffverteilung in der Niere abhängig von der Diät der Tiere ist und die Möglichkeiten diskutiert wurden die zu diesen Unterschieden führen können, wird es nun die Aufgabe der folgenden Kapitel sein, zu untersuchen, welche der erwähnten Möglichkeiten zutreffen und welche ausgeschaltet werden können.

II. DIE ONTOGENESE DES KONZENTRIERUNGSMECHANISMUS IN DER NIERE

Methodik.

Die zur Untersuchung verwendeten noch säugenden Jungtiere, stammten alle aus Würfen mit einer Jungenzahl von 5—7. Das Muttertier wurde mit einer Normaldiät gefüttert. Eine der Nieren wurde wiederum für die Natrium- und Kaliumbestimmung, die andere für die Harnstoffanalyse verwendet und zwar immer abwechselnd die rechte oder die linke.

Resultate.

Der Natriumgehalt im Cortex betrug in allen Altersstufen um 0,60 μeq/10 mg Frischgewebe (Tab. 7). Die Konzentration im äusseren Nierenmark war bis und mit 16. Tag unter 1,0, zeigte zwischen 16.—24. Tag individuell schwankende Werte zwischen 0,8—1,5 und wies von da an langsam steigende Konzentrationen bis 1,8 im Alter von zwei Monaten auf. Die Natriumkonzentration im inneren Nierenmark lag bis zum 22. Tag unter 1,0 μeq/10 mg Gewebe und von da an um 2,0.

Die Kaliumkonzentration im Cortex lag in allen Altersstufen zwischen 0,7—0,8 μeq/10 mg Gewebe. Die Konzentrationen im äusseren Nierenmark waren am 14. Tag noch unter 1,0, zeigten bei den Tieren zwischen 14.—22. Tag Werte bis zu 1,33, um dann wieder auf konstante Werte zwischen 0,7—0,8 abzusinken. Im inneren Nierenmark konnte man am 14.—16. Tag Kaliumkonzentrationen von 1,0—1,1 nachweisen, zwischen 17.—22. Tag Werte um 0,8 und ab 1 Monat 0,7—0,8 μeq/10 mg.

TAB. 7

Ontogenese der Nierenfunktion.

Alter Tage	Anzahl Werte	Natrium µeq/10 mg Gewebe			Kalium µeq/10 mg Gewebe			Harnstoff mg %			U_B	U_H	$\frac{U_B}{U_H}$
		C.	ä.M.	i.M.	C.	ä.M.	i.M.	C.	ä.M.	i.M.	mg %	mg %	
14	4	0.61	0,89	1,0	0,76	0,82	1,03	206	950	1644	60	—	—
15	2	—	—	—	—	—	—	172	510	1061	58	1945	1 : 33
16	2	0,61	0,94	1,13	0,74	0,99	0,99	192	863	1467	66	1400	1 : 21
17	4	0,61	1,22	1,10	0,75	1,14	0,95	216	1131	2090	67	—	—
18	2	—	—	—	—	—	—	324	2169	5023	73	8450	1 : 116
20	6	—	—	—	—	—	—	209	1162	2194	43	9000	1 : 210
22	2	0,64	0,95	1,65	0,77	0,99	0,86	260	1303	3575	47	—	—
24	2	0,66	1,68	2,10	0,79	0,71	0,82	275	1543	3265	53	—	—
25	6	—	—	—	—	—	—	229	3412	6157	58	13 500	1 : 233
33	2	0,63	1,21	1,79	0,75	0,77	0,71	239	3195	4285	45	—	—
36	2	0,62	1,21	1,36	0,78	0,75	0,68	195	1465	1970	33	—	—
60	2	0,63	1,70	1,95	0,76	0,71	0,75	203	2890	4045	44	—	—
90	2	0,59	1,71	1,93	0,76	0,69	0,71	189	2695	4285	58	—	—
180	2	0,63	1,75	1,98	0,77	0,75	0,79	203	2888	3995	47	—	—

C.: Cortex, ä.: äussere, i.: innere, M.: Medulla, U_B: Blutharnstoff, U_H: Harnstoff im Urin.

Die Harnstoffkonzentration im Cortex lag zwischen 180-260 mg%, die in der inneren Medulla bis zum 17. Tag zwischen 1200—2100 mg%, zwischen 17.—22. Tag teilweise schon bei 5500 mg%, was sonst aber von der Mehrzahl der Tiere erst mit einem Monat erreicht wird.

Diskussion.

Zum Beurteilen der Ontogenese der Konzentrierungsleistung eignet sich der Harnstoff als harnpflichtiges Stoffwechselendprodukt ganz besonders. Es wurde im Kapitel I bereits festgestellt, dass beim Adulttier unter normalen Diätbedingungen der Harnstoff im Urin ca. 200-fach gegenüber dem Blutgehalt konzentriert ist.

Jungtiere von 14 bis 16 Tage Alter zeigen bereits eine gewisse Harnstoffkonzentrierung, indem bei ihnen ein Blut-Urin Quotient von 1: 20—1: 30 festgestellt wurde. Es ist unbekannt, ob diese Anreicherung einer osmotischen Arbeit entspricht. HUMMEL (1963) hat nachgewiesen, dass bis zum Alter von 16 Tagen der Natriumgradient der Papille etwa gleich gross ist wie bei Adulttieren in Wasserdiurese, und dass dieser Gradient nicht auf ADH-Injektionen anspricht. Es muss somit angenommen werden, dass die Harnstoffanreicherung im Urin dieser jungen Tiere ADH unabhängig ist. Es ist denkbar, dass bei gleichbleibend niedrigem osmotischem Druck des Urins die Harnstoffanreicherung durch entsprechende Elektrolytrückresorption zustande kommt.

Die Harnstoffkonzentration im Blut dieser Jungtiere ist deutlich höher als bei Adulten auf Normaldiät und entspricht eher dem Blutspiegel der mit Sojabohnen gefütterten, d.h. mit Stickstoff belasteten *Meriones*. Offenbar reicht das Ausscheidungsvermögen der Niere nicht aus, um eine „normale" Harnstoffkonzentration im Körperwasser zu gewährleisten. Als mögliche Faktoren, die zu dieser physiologischen Urämie beitragen, wären zu erwähnen der niedrige Blutdruck (J. B. LITCHFIELD 1958) und damit verbunden eine geringe Clearance (MCCANCE und WIDDOWSON 1951). Da jedoch gerade über die Harnstoffclearance sehr viel Unklarheiten bestehen, können die Hintergründe dieser Urämie nicht diskutiert werden.

Mit 18 Tagen sind die *Meriones* mitten in der Entwicklung der Nierenfunktion, indem nun bereits eine über 100-fache Anreicherung des Harnstoffs im Urin gegenüber dem Blut gefunden wird. Diese Steigerung der konzentrativen Leistung — gemessen am Harnstoff — fällt zeitlich zusammen mit dem Einsetzen der Ansprechbarkeit der *Meriones*niere auf exogenes ADH (HUMMEL 1963). Die folgenden Tage ergeben nur noch eine Verdoppelung des Blut-Urin Gradienten; im Alter von 20 bis 25 Tagen ist der Adultzustand erreicht. Auch der Blutharnstoff sinkt in dieser Zeit auf die normalen Adultwerte herab. In diesem Alter ist wie erwähnt die volle Ansprechbarkeit der Niere auf exogenes ADH erreicht und es besteht die Möglichkeit, das Jungtier unbeschadet vom Muttertier zu trennen,

obwohl die Säugeperiode unbehindert noch eine Woche andauern würde. Fig. 2 gibt die parallele Entwicklung des Harnstoff- und des Natrium-Gradienten im Verlaufe der Ontogenese wieder.

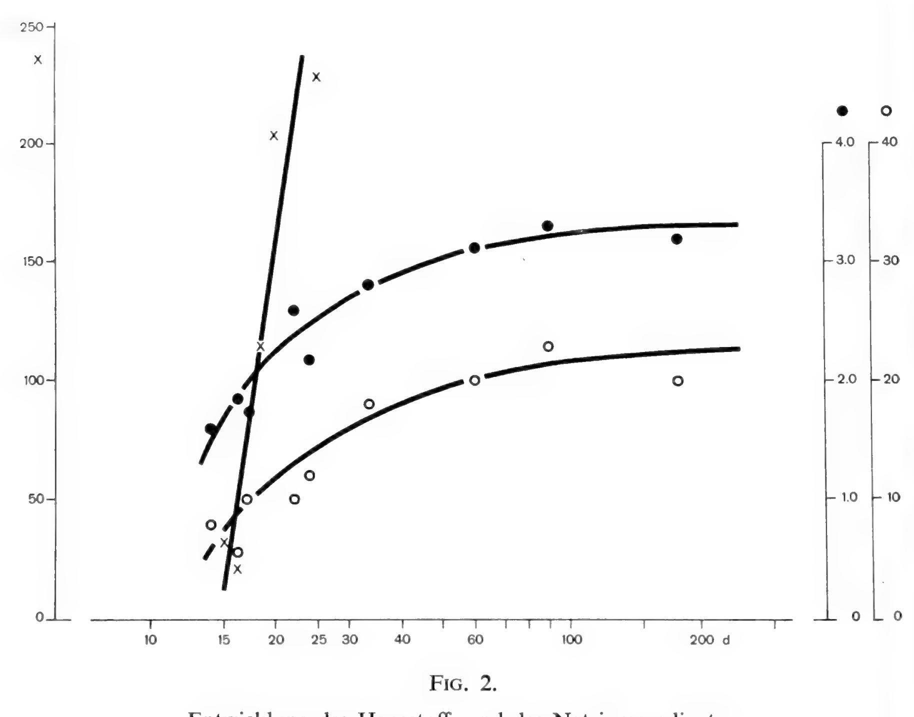


FIG. 2.

Entwicklung des Harnstoff- und des Natriumgradienten im Verlauf der Ontogenese.

× $U \frac{U}{P}$ ● $Na \frac{M}{C}$ o $U \frac{M}{C}$

Wir haben hier somit das Beispiel einer rasanten Funktionsreifung, die in ihrem Ablauf ganz der Reifung der von Hummel untersuchten ADH Ansprechbarkeit des Natrium-Konzentrationsgradienten entspricht. Im Unterschied zu diesen mit ADH behandelten Tieren, waren unsere *Meriones* aber weder mit exogenem ADH, noch mit einem exogenen osmotischen Reiz stimuliert worden.

III. UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE HARNSTOFFCLEARANCE UNTER VERSCHIEDENEN BEDINGUNGEN

Nachdem im vorangehenden Kapitel gezeigt werden konnte, dass die *Meriones* unter Einfluss von verschiedenen Diäten unterschiedlich grosse Konzentrationsgradienten für Harnstoff in der Niere aufbauen können, soll nun im

folgenden Abschnitt untersucht werden, ob dieser Gradient auf Änderungen in der glomerulären Filtrationsrate zurückgeführt werden kann.

Bei anderen Wüstennagern wie z.B. der Känguruhratte und Jerboa (SCHMIDT-NIELSEN und Mitarbeiter 1948) konnte ein Einfluss der Stickstoffaufnahme auf die Harnstoffclearance beobachtet werden. Bei hoher Eiweissdiät konnte die Harnstoffclearance sogar die Inulinclearance übersteigen, was als Beweis für eine aktive Sekretion von Harnstoff angesehen wird.

Die Clearance als Methode für Funktionsprüfungen an der intakten Niere wurde von D. D. VAN SLYKE (1934) und H. W. SMITH entwickelt. Die Inulinclearance gilt als Mass für die glomeruläre Filtration (H. W. SMITH 1951, RICHARDS 1938). Die Clearances aller anderen Stoffe können nur im Zusammenhang mit ihr interpretiert werden.

Methodik.

Mindestens drei Monate alte männliche *Meriones* mit Körpergewichten zwischen 140—220 g, wurden in zwei Gruppen unterteilt, von denen die eine zwei Tage lang nur Salat *ad libitum* erhielt (S-Diät), die andere fünf Tage lang mit Trockenfutter gefüttert wurde.

Damit die Tiere am Versuchstag auf einfache Weise narkotisiert werden konnten, wurde ihnen am Vortag des Versuches ein mit 2%iger Natriumcitratlösung gefüllter Polyäthylenkatheter in die rechte Vena jugularis eingeführt und 2—3 cm gegen das Herz zu vorgeschoben. Daraufhin wurde der Katheter durch einen hinter dem Ohr gelegten Hautschnitt durchgeführt, befestigt und mit einem Metallstöpsel verschlossen. Auf diese Weise war es den Tieren unmöglich den Katheter herauszureissen. Eine Stunde nach dieser Operation hatten sich die Tiere bereits wieder erholt und konnten so bedenkenlos am nächsten Tag in den Versuch genommen werden.

Die Bildung des Primärharns, d.h. die glomeruläre Filtrationsrate (GFR) wurde als Inulinclearance gemessen. Um die Tiere so wenig als möglich zu stören, wurde keine Inulindauerinfusion angewendet, sondern eine einmalige subcutane Gabe von 100 mg/100 g Körpergewicht verabreicht. Wie durch vorangehende Versuche festgestellt werden konnte, hat danach bei S-Diät *Meriones* die Inulinkonzentration im Blut nach 45 Minuten ihr Maximum erreicht und sank im Verlauf der nächsten Stunde ganz langsam ab. Die Blutproben wurden hierbei der rasierten und etwas angeschnittenen Schwanzspitze entnommen. Bei den Tr-Diät *Meriones* fand man einen anderen Verlauf der Inulinkonzentration im Blut, indem bei ihnen erst nach 60—90 Minuten die maximale Konzentration im Blut erreicht wurde. Bei dieser Diätgruppe fand man auch grössere individuelle Streuungen. Zwei Stunden nach der Inulingabe wurden die Tiere mit einer 0,9 %igen NaCl-lösung mittels einer starren Schlundsonde belastet und zwar mit einer Flüssigkeitsmenge die 4% des Körpergewichts entsprach. Diese

isotonische Belastung war die schonendste für den Organismus, weil hierbei nicht die Osmoreceptoren, sondern nur die Volumreceptoren angeregt wurden. Danach wurden die Tiere via den am Vortag in die Vena jugularis eingebundenen Katheter mit dem Kurznarkotikum Inactin (Promonta) (10 mg/ccm) narkotisiert. Zu Beginn wurden 0,3—0,5 ccm verabreicht bis eine Sedation erreicht wurde und dann während des Versuchs je nach Bedarf.

Nachdem die Tiere eingeschläfert worden waren, wurde der Penis abgebunden und ein Katheter in die Blase eingeführt. Dazu wurde die Bauchhöhle durch einen kleinen Schnitt entlang der Linea alba eröffnet und die Blase nach aussen geklappt. Der Einschnitt an der Blase selbst geschah vorteilhaft an einer gefässarmen Stelle, damit der Katheter nicht durch Blutgerinsel verstopft wurde. Dieser Katheter wurde so nahe als möglich an die Eintrittsstelle der beiden Ureteren in die Blase vorgeschoben, sodass nur noch eine kleine Restblase übrigblieb, um das Totvolumen so möglichst klein zu halten. 2 Stunden 30 Minuten nach der Inulingabe begann der eigentliche Versuch mit einer Blutentnahme am Schwanz, die alle 30 Minuten wiederholt wurde. Der Urin wurde alle 15, 30 oder 60 Minuten gesammelt, und die darin enthaltene Inulin- und Harnstoffkonzentration bestimmt. Für die Inulinanalysen wurde die von FÜHR (1955) angegebene Methode mittels Anthron benützt, der Harnstoff wurde enzymatisch gemessen (siehe Kap. I).

Schematisch sah der Versuch also folgendermassen aus:

Inulin s. c. 100 mg/100 g KG
Belastung mit 0,9% NaCl, 4% vom KG
Heparin, Inactin, Blasenkatheter
1. Blutentnahme
1-2 Harnsammelperioden
2. Blutentnahme.

Spätestens 5 Stunden nach der ersten Blutentnahme wurde der Versuch abgebrochen.

Resultate.

1) *Meriones* auf Salatdiät.

Die Inulinclearance wurde an 8 Tieren über 3 Sammelperioden bestimmt. Ein Tier konnte über 14 Perioden verwendet werden. C_I betrug in den ersten drei Sammelperioden im Durchschnitt 0,63, 0,64 und 0,64 cm³/min./100 g. Im Mittel der drei Sammelperioden betrug C_I 0,64 $\pm$ 0,06 cm³/min./100 g. Im weiteren Verlauf der Versuche wurde C_I etwas kleiner, doch wurde in der 14. Sammelperiode noch 0,56 cm³/min./100 g gemessen und das Mittel von 9 Einzelmessungen der 10. bis 14. Sammelperiode betrug ebenfalls 0,56 cm³/min./100 g.

Die gleichzeitig mit C_I gemessene Harnstoffclearance C_U wurde an 7 Tieren über 3 Sammelperioden bestimmt. C_U betrug in diesen ersten drei Perioden 0,46, 0,52 und 0,43 cm³/min./100 g, im Mittel 0,47 ± 0,13 cm³/min./100 g. Das Mittel von 9 Einzelmessungen der 10. bis 14. Sammelperiode betrug 0,38 cm³/min./ 100 g.

Wie aus Fig. 3 hervorgeht, variiert der Harnfluss beträchtlich. Der minimale, während einer Sammelperiode gemessene Fluss betrug 2,9, der maximale 73,3 mm³/min.

2) *Meriones* auf Trockendiät.

Die Inulinclearance konnte an 5 Tieren über je 9 aufeinanderfolgende Sammelperioden bestimmt werden. In den ersten 4 Perioden betrugen die Mittelwerte 0,63, 0,62, 0,64 und 0,64 cm³/min./100 g. Der Durchschnitt der vier Sammelperioden betrug somit 0,63 ± 0,10 cm³/min./100 g. Im Verlauf der 2. Stunde sank C_I auf 0,50, doch zeigten zwei Tiere in der 13. Sammelperiode noch 0,41 und 0,54 cm³/min./100 g.

Die jeweils gleichzeitig gemessene Harnstoffclearance C_U betrug zwischen 0,01 und 0,11 cm³/min./100 g, im Durchschnitt von 9 Sammelperioden 0,044 cm³/ min./100 g (45 Einzelbestimmungen).

Der Harnfluss der auf Trockendiät gehaltenen *Meriones* war während der Clearanceversuche sehr gering, aber gleichmässig; der minimale Wert betrug 2,0 mm³/min., der Maximale Wert 5,3 mm³/min.

Diskussion.

Die Bildung des Primärharns, bzw. die glomeruläre Filtrationsrate (GFR) wurde mittels Inulinclearancebestimmung (C_I) bei *Meriones* auf Salatdiät zu 0,64 cm³/min./100 g Körpergewicht und bei *Meriones* auf Trockendiät zu 0,63 cm³/ min./100 g bestimmt. Diese Werte stimmen gut überein mit Messungen von Schmidt-Nielsen (1952) bei *Dipodomys merriami*: 0,77 bzw. *Dipodomys spectabilis*: 0,68 cm³/min./100 g. Die weisse Laboratoriumsratte hat nach verschiedenen Autoren (Corcoran et al. 1947, Friedman et al. 1948) eine ähnliche GFR.

Bei diesen Messversuchen wurde der Harnfluss nicht mittels einer osmotischen Belastung künstlich hoch gehalten; die Tiere erhielten lediglich eine generelle perorale Belastung von 4% des Körpergewichts mit isotoner NaCl-lösung. Deshalb äusserte sich der vor Beginn des Versuchs spontan erreichte Hydratationszustand der einzelnen Tiere in sehr unterschiedlichen Harnzeitvolumina, die bereits erwähnt worden sind. Trägt man diese Inulinclearance-Einzelwerte gegen die zugleich gemessenen Harnflüsse ab (Fig. 3), so sieht man bei den Salattieren für Diuresewerte von 3 bis 24 mm³/min. keine Korrelation zwischen diesen Grössen. Bei Werten über 25 mm³/min., scheinen etwas grössere C_I gemessen worden zu sein; die Zahl der Messungen in diesem Bereich ist jedoch zu klein, um

dies weiter zu analysieren. Der Mittelwert der C_I bei Diuresen bis zu 6 mm³/min. beträgt 0,59; dieser Wert liegt niedriger als oben angegeben, da jetzt nicht nur Messungen der ersten drei Messperioden berücksichtigt werden.

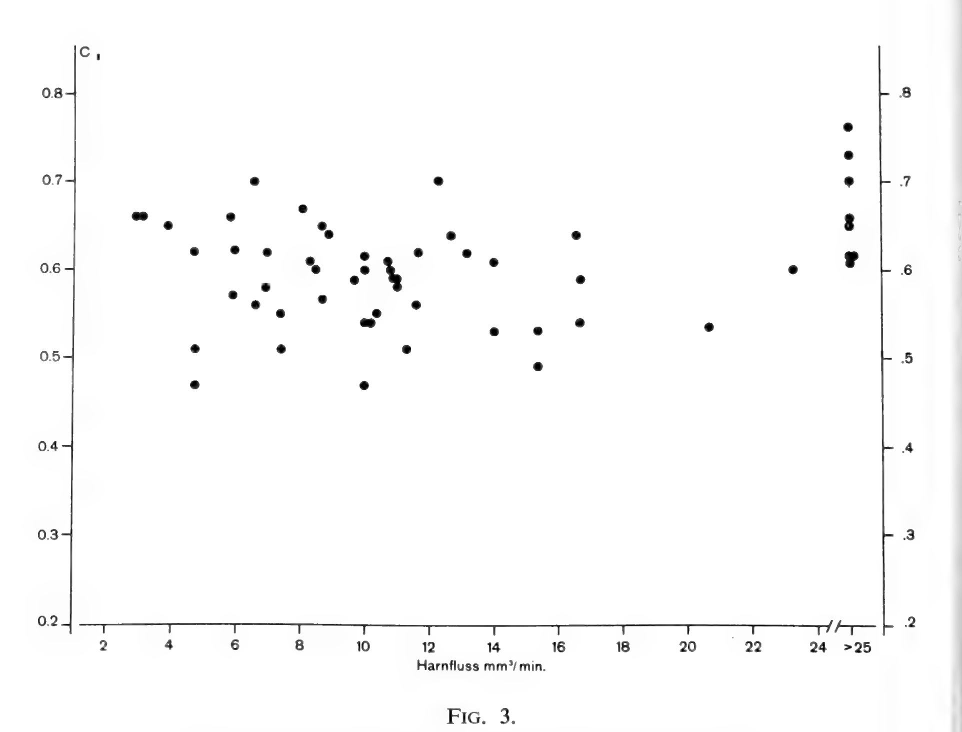


FIG. 3.

Beziehung zwischen der Inulinclearance und dem Harnfluss.

Bei den *Meriones* der Trockendiätgruppe konnten nur Diuresewerte zwischen 2,0 bis 5,3 mm³/min. erhalten werden. Trägt man die C_I gegen diese niederen Harnflusswerte ab, dann ist auch hier die Unabhängigkeit beider Grössen nachweisbar. 27 Einzelmessungen zwischen 2,0 und 3,5 mm³/min. ergeben einen mittleren Clearancewert von 0,54, 27 Werte zwischen 3,5 und 5,3 mm /min. einen solchen von ebenfalls 0,54. Diese Mittelwerte sind nicht verschieden von dem für die Salatserie angegebenen Wert von 0,59.

Die GFR der Salatdiätgruppe und der Trockendiätgruppe ist also gleich gross und Unterschiede in der Diurese sind Folge unterschiedlicher Wasserrückresorption. Trotz dieser gleichen Ausgangsbasis zeigten die beiden Tiergruppen grosse Unterschiede in der Behandlung des anfallenden Harnstoffs.

Nach Salatdiät wurde eine C_U von 0,47 cm³/min./100 g Körpergewicht gefunden, dies entspricht rund 73% der C_I oder GFR. Der Blutharnstoffspiegel betrug 27 mg% (21,3–36,7), das Verhältnis Harn-Inulin zu Blut-Inulin in den

ersten drei Sammelperioden betrug 50 (20—106). Nach Trockendiät war C_U sehr viel geringer, nämlich nur 0,044 cm³/min./100 g Körpergewicht, oder 6,9% der GFR. Über 90% des filtrierten Harnstoffs wurden somit wieder rückresorbiert. — Betrachtet man C_U bei Trockendiät näher, dann fällt gegenüber der Salatdiät ein qualitativer Unterschied auf: In Fig. 4 sind die ausgeschiedenen Harnstoffmengen gegen die filtrierten Mengen abgetragen. Die dick eingezeichnete Diagonale bezeichnet die Verhältnisse für vollständige Ausscheidung des Filtrierten. Die von den Tieren auf Salatdiät ausgeschiedenen Harnstoffmengen sind linear korrelierbar zur filtrierten Harnstoffmenge; ein konstanter Betrag geht durch Rückresorption verloren. Bei den Trockendiät-*Meriones* hingegen, ist die ausgeschiedene Harnstoffmenge nicht zur filtrierten Menge korrelierbar. Zwischen

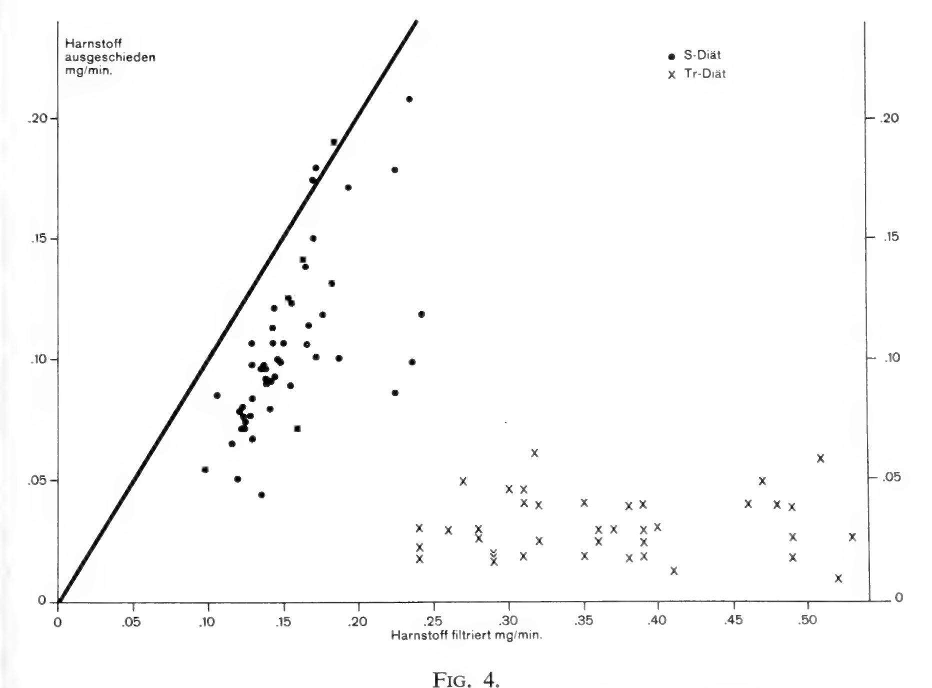


FIG. 4.

Beziehungen zwischen ausgeschiedenem und filtriertem Harnstoff.

rund 0,2 und mehr als 0,5 mg/min. filtrierter Menge Harnstoff wird im Durchschnitt aller Werte 0,03 mg/min. effektiv ausgeschieden. Bei Tieren auf Salatkost wird bei mehr als 0,2 mg/min. filtrierten Harnstoff also rund 6 mal mehr Harnstoff exkretiert.

Seit SMITH's Beobachtungen am Menschen (1938) ist bekannt, dass die Harnstoffelimination (C_U/C_I) abhängig vom Harnfluss ist. Zwischen ca. 4 und

12 oder mehr cm³/min. wird ein linearer Anstieg des Wertes C_U/C_I gefunden — ein Indiz für die passive Natur des Rückresorptionsmechanismus (Rückdiffusion). Unter 2—4 cm³/min. fällt hingegen C_U/C_I zunehmend steiler werdend ab. Bei der Gegenüberstellung von Harnfluss und C_U/C_I, wie sie bei *Meriones* gemessen wurden (Fig. 5), wird bei den auf Salatfutter gehaltenen Tieren ebenfalls ein leichtes Ansteigen von C_U/C_I bei Werten zwischen 4 und mehr als 25 mm³/min. gefunden (obere Treppenkurve), dabei ist nicht zu entscheiden, ob die Beziehung

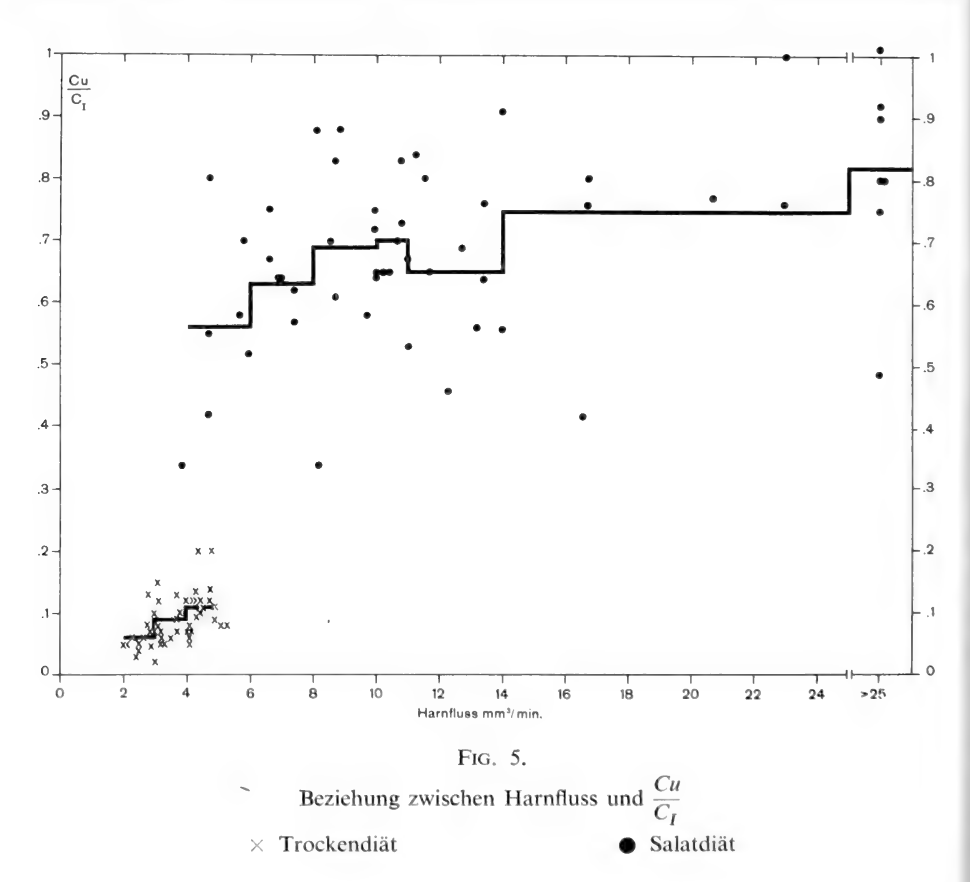


FIG. 5.

Beziehung zwischen Harnfluss und $\frac{Cu}{C_I}$

× Trockendiät ● Salatdiät

nach niedrigeren Fliesswerten steiler wird oder nicht. Werden die für Trockendiättiere erhobenen Werte ebenso abgetragen, dann zeigt sich (untere Treppenkurve) wiederum eine Beziehung zwischen C_U/C_I und Fliessgrösse, jedoch ohne, dass diese als Fortsetzung der bei den Salatdiättieren gefundene Beziehung gelten kann.

Wir müssen aus diesen Untersuchungsbefunden den Schluss ziehen, dass der Harnstoff je nach vorhergegangener Diät von der *Meriones*niere verschieden manipuliert wird und dass die Auswirkungen der Diät bedeutender sind als die

unterschiedlichen Fliessgeschwindigkeiten des Harns. Somit können diese Unterschiede nicht durch rein passive Prozesse erklärt werden.

Die neuere Literatur enthält einige Angaben, die sich zusammen mit unseren Beobachtungen mit der Hypothese vertragen, dass ein Teil der Harnstoffausscheidung durch die Tätigkeit des Tubulusepithels geregelt wird: so z.B. die Beobachtung, dass diätbedingte Änderungen der Harnstoffausscheidung unabhängig von C_{U} sind (SCHMIDT-NIELSEN, B. 1958). Andere Untersucher fanden bei Eiweissmangel (BRAY und PRESTON (1961) (SCHMIDT-NIELSEN 1959) (TRUNIGER und SCHMIDT-NIELSEN 1964) (CLAPP 1966) deutliche Hinweise einer aktiven Beeinflussung der Harnstoffpassage durch die Nierentubuli.

IV. UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE *p*-AMINOHIPPURSÄURE-CLEARANCE BEI SALATDIÄT- UND TROCKENDIÄT *MERIONES*

1951 konnten WIRZ, HARGITAY und KUHN (1951) zeigen, dass das Haarnadelgegenstromsystem der Henleschen Schleifen und das parallel verlaufende Gegenstromsystem der Blutgefässe in der Papille (Vasa recta), die Grundlage der Harnkonzentrierung im Nierenmark ist. Gleichzeitig konnte die grosse Bedeutung der Durchblutungsgrösse des Nierenmarks für das Funktionieren dieses Systems nachgewiesen werden. Wird die Durchströmungsgrösse in einem der beiden Systeme geändert, so kommt es zu bedeutenden Unterschieden der osmotischen Konzentrationen im Nierenmark. Ist die Durchblutung im Nierenmark gering, dann kann der von den Henleschen Schleifen gebildete Gradient aufgebaut und erhalten bleiben. Wird die Durchströmungsgrösse entweder in den Henleschen Schleifen oder in den Blutgefässen erhöht, dann wird der Gradient abgebaut. Diese Wirkung bei Veränderung der Nierenmarkdurchblutung konnte 1960 von KRAMER et al. (1959 1960), THURAU und DEETJEN (1960) durch photometrische Untersuchungen an Hunden, sowie von ABBRECHT und MALVIN (1960) bestätigt werden. Auch bei den *Meriones* konnte HUMMEL (1963) eine Veränderung der Nierenmarkdurchblutung unter verschiedenen Bedingungen nachweisen. Eine erste Diskussion der Nierenfunktionen, bei der nicht die Henleschen Schleifen sondern die Vasae rectae im Zentrum der Betrachtung stehen, ist 1965 von LEVER (1965) erschienen. Zum besseren Verständnis der in Kapitel III dargestellten Änderungen der Harnstoffclearance wäre eine quantitative Messung der Nierenmarkdurchblutung vorteilhaft. Da aber die Methode welche HUMMEL für den qualitativen Nachweis der Durchblutungsänderung benützt hatte, sich nicht zu quantitativen Aussagen heranziehen lässt und da die Methode von THURAU und DEETJEN (1960) nur für grosse Nieren verwendet werden kann, wurde geprüft, ob Messungen der Gesamtdurchblutung diätbedingte Änderungen erkennen liessen.

Methodik.

Es wurden nur adulte männliche *Meriones* in den Versuch genommen und diese wiederum in die beiden Diätgruppen: Salatdiät- und Trockendiättiere unterteilt. Die Vorbereitung der Tiere war die gleiche wie beim Versuch über die Inulin- und Harnstoffclearance. Neu in der vorliegenden Anordnung war lediglich das zusätzliche Einführen einer PAH-dauerinfusion. Nach ausgedehnten Vorversuchen konnte festgestellt werden, dass eine Infusionspumpe die 0,95 cm^3/Stunde einer 3%igen PAH-lösung in das Tier hineintropfen lässt, einem ziemlich konstanten PAH-plasmaspiegel garantiert.

PAH als exogene Substanz wird wie eine Reihe anderer Stoffe (z.B. Penicilline) durch tubuläre Sekretion in ausserordentlich hohem Masse aus dem Blutplasma in den Harn eliminiert. Bei niedriger Plasmakonzentration werden bei einmaliger Nierenpassage 90% der mit dem Blut in das Organ einfliessenden Substanzmenge ausgeschieden. Dieser Wert ist äusserst konstant, sodass man mit dem einfachen Clearanceverfahren den Nierenplasmadurchfluss errechnen kann. Durch parallele Bestimmungen des Hämatokritwertes, kann man dann noch die Gesamtdurchblutung festlegen.

Zur Zeit t_0 wurde den Tieren eine PAH-initialdosis von 0,5 cm^3 20% PAH/100 g Körpergewicht subcutan verabreicht. Gleichzeitig erhielten sie 1,7 mg/100 g Heparin s.c., um so die nach einer Stunde zum ersten Mal einsetzende Blutentnahme am Schwanz zu erleichtern. Zum Zeitpunkt t_{0+30} wurden die Tiere mit einer 0,9%igen NaCl-lösung, die 4% des Körpergewichts entsprach, i.p. belastet, mit Inactin i.v. narkotisiert und darauf der Blasenkatheter eingeführt. Zur Zeit t_{0+60} begann der eigentliche Versuch mit einer Blutentnahme am Schwanz und bei t_{0+90} wurde die Infusionspumpe an die am Vortag katheterisierte Vena jugularis angeschlossen. Alle 15 Minuten wurde die PAH-konzentration im Harn bestimmt und alle 30 Minuten eine neue Blutentnahme am Schwanz vorgenommen.

Die analytische PAH-bestimmung geschah an Hand des Nephrotests der Casella Werke, der sich der von CZOK, KREIENBERG und MERTZ (1952) ausgearbeiteten Methode bedient. Zur Kontrolle ob die Tiere tatsächlich als Salat- oder Trockendiättiere zu bewerten waren, wurde jeweils zusätzlich zur PAH-clearance die Harnstoffclearance und die Endharnstoffkonzentration im Blut bestimmt.

Resultate.

1) *Meriones* auf Salatdiät:

Die PAH-clearance wurde an 6 Tieren über 8 bis 17 Sammelperioden bestimmt. An einem Tier konnten 20 Einzelmessungen vorgenommen werden. Der Durchschnittswert für die ersten 17 Sammelperioden ergab 1,61 $\pm$ 0,19 cm^3/min./100 g Körpergewicht (85 Einzelwerte). Der Hämatokritwert lag bei 50, was zusammen mit der C_{PAH} einen effektiven Nierenblutstrom von 3,2 ml/min. ergibt.

Die parallel zur PAH-clearance gemessene Harnstoffclearance C_U ergab bei den 5 Tieren mit 76 Einzelmessungen einen Durchschnittswert von 0,39 cm³/min./100 g (0,31—0,54).

Der Harnfluss war durch die Dauerinfusion gegenüber den im vorangehenden Kapitel angegebenen Werten erhöht und lag zwischen 7 und 38 mm³/min.

2) *Meriones auf* Trockendiät:

Die C_{PAH} wurde an 6 Tieren über 16 Perioden hin bestimmt, wobei sich ein Durchschnittswert von 0,42 ± 0,02 cm³/min./100 g Körpergewicht ergab. zwischen der 17. und der 22. Sammelperiode konnten noch 18 Einzelmessungen gemacht werden, wobei hier ein Durchschnittswert von 0,51 zu errechnen war. Der Hämatokrit konnte zu 54 errechnet werden, womit man für den effektiven Nierenblutstrom auf einen Wert von 0,81 ml/min. kam.

Die gleichzeitig mit der C_{PAH} gemessene C_U, wurde an 6 Tieren gemessen und betrug zwischen 0,01 und 0,09 ml/min.

Der Harnfluss lag zwischen 7 bis 31 mm³/min.

Diskussion.

Die Versuchsergebnisse zeigen, dass bei Trockendiät im Vergleich zu Salatdiät nicht nur eine geringere medulläre Durchblutung, wie von Hummel (1963) demonstriert, sondern auch eine verminderte Durchblutung der Gesamtniere vorliegt. Die Gesamtdurchblutung betrug unter Berücksichtigung von C_{PAH} und den Hämatokritwerten bei Trockendiät rund ¼ der bei Salatdiät berechneten.

Dieser Befund kann in quantitativer Hinsicht aus methodischen Gründen nicht mit den GFR-Bestimmungen des Kapitels III verknüpft werden; dort war im Gegensatz zu den jetzigen Versuchen nicht mit Dauerinfusionstechnik gearbeitet worden. Eine Berechnung der sg. Filtrationsfraktion (C_I/C_{PAH}) ergibt zwar für Salatdiät den hohen aber möglichen Wert von 0,4, für Trockendiät jedoch den unmöglichen Wert 1,5. Die hier verwendete Dauerinfusionstechnik hat offenbar zu gewissen, die Niere allein oder den Gesamtkreislauf betreffenden Änderungen geführt. Die im Kapitel III und jetzt wieder erhobenen Werte für C_U stimmen andrerseits sehr gut überein: Salatdiät jetzt 0,39, früher 0,47, Trockendiät jetzt 0,01—0,09, früher 0,01—0,11. Es ist daraus zu schliessen, dass die Dauerinfusionstechnik nicht grundsätzlich andere Ergebnisse bewirkt als die im Kapitel III erhobenen Resultate.

V. BEZIEHUNGEN ZWISCHEN AUTONOMEN NERVENSYSTEM UND NIERENFUNKTION

Die Niere der *Meriones* ist, wie wir gesehen haben, in der Lage, eine sehr grosse osmotische Arbeit zu leisten und einen konzentrierten Harn auszuscheiden;

sie kann aber auch grosse Mengen osmotisch freies Wasser bilden und einen verdünnten Harn ausscheiden. Damit unterscheidet sich die Nierenfunktion dieses Wüstentieres qualitativ nicht von der anderer Säuger. Bereits bei früheren Untersuchungen mit *Meriones* (HUMMEL 1963) war jedoch aufgefallen, dass im Gegensatz zu den Erfahrungen an Ratten, Hunden und Menschen der Funktionswechsel: konzentrierende zu verdünnende Niere bei *Meriones* offenbar einen Zeit konsumierenden Vorgang darstellt. So gelang es z.B. HUMMEL (1963) nicht, innerhalb von 24 Stunden nach Belastung von durstenden *Meriones* mit 4% des Körpergewichts mit Wasser, verdünnten Harn zu gewinnen. Hingegen benötigt der Übergang zur Bildung von verdünntem Harn weniger als 15 Stunden, wenn die Tiere nicht mit Wasser belastet werden, sondern einfach Salat als Futter erhalten. Diesen Vorgang nennen wir im folgenden: Adaptation. Diese Beobachtungen haben sich bestätigen lassen und haben zu folgender Vorstellung geführt: Offenbar ist bei an Durst adaptierten *Meriones* der Übergang von der konzentrierenden zur verdünnenden Niere nicht akut durch Belastung mit osmotisch freiem Wasser zu bewerkstelligen. Man muss deshalb annehmen, dass dieser Übergang nicht allein durch Verschiebung des osmotischen Druckes der Körperflüssigkeit bzw. durch das ADH-system bestimmt wird, sondern dass ein weiteres, noch zu definierendes System mitbestimmend ist. Da beobachtet worden war, dass der Übergang vom Dursttier zum Diuresetier sich mittels Salatverfütterung schneller bewerkstelligen lässt als mittels direkter Wasserbelastung, wurde in Betracht gezogen, dass das vegetative Nervensystem bei der Adaptationsänderung eine wesentliche Rolle spielen könnte.

Die Gefässe der Nieren sind reich mit sympathischen Nervenfasern versehen, die durch den Plexus renalis verteilt werden. Diese Fasern sind Vasokonstriktoren; es bestehen keine Hinweise für die Existenz sympathischer oder vagaler Dilatatoren. Die funktionelle Bedeutung dieser sympathischen Innervation ist besonders von H. W. SMITH (1941) und von der Oxforder Gruppe um TRUETA (1947) untersucht worden. Daraus geht als für uns wesentlich hervor, dass durch Änderung der Aktivität dieser sympathischen Innervation grosse Änderungen der Nierendurchblutung ausgelöst werden können, ohne dass die glomeruläre Filtration sich ändert. HUMMEL (1963) hat gesehen, dass die medulläre Durchblutung durstadaptierter *Meriones* deutlich langsamer ist als die Durchblutung von auf Salat gehaltenen Tieren.

Es schien deshalb notwendig, die Vorstellung, dass das autonome Nervensystem bei der Adaptation an den Durstzustand bzw. an den Zustand des Wasserüberschusses eine wesentliche Rolle spiele, orientierend zu prüfen. Hierzu untersuchten wir die Wirkung von Reserpin und von hydrierten Mutterkornalkaloiden in Form von Hydergin® auf die Nierenfunktion wasserbelasteter *Meriones*.

Methodik.

Es wurden 4 verschiedene Versuchsgruppen untersucht, wobei immer nur adulte männliche *Meriones* mit Körpergewichten zwischen 120—220 g verwendet wurden. Nach der jeweils wechselnden Vorbehandlung wurden die Tiere durch eine starre Schlundsonde mit Leitungswasser belastet. Und zwar mit einer Flüssigkeitsmenge die 4% des Körpergewichts entspricht. Dann wurde die Blase durch leichtes Drücken entleert und die Tiere wurden einzeln in Stoffwechseltrichter mit darunter aufgestellten Messzylindern gebracht. Dort blieben sie während 8 Stunden, wobei nach jeder Stunde die abgegebene Harnmenge abgelesen wurde. Natrium und Kalium wurden photometrisch bestimmt, Chlorid mittels des coulometrischen Messprinzips an einem EEL-chloridmeter.

Es gelangten folgende 4 Gruppen zur Untersuchung:

1) Tiere, die 1 Tag vor dem Versuch Salat *ad libitum* erhielten.

2) Während 5 Tagen auf Trockenfutter gehaltene Tiere.

3) Mit Hydergin behandelte Tiere. Die Vorbereitung zum Versuch erstreckte sich über 9 Tage und sah im einzelnen folgendermassen aus:
   1. und 2. Tag: Salat *ad libitum.*
   3. Tag: Salat *ad libitum* + 1,0 mg/kg Hydergin s.c.
   4. Tag bis und mit 9. Tag (= 6 Tage): Trockenfutter + Hydergin 1,0 mg/kg s.c.

4) Mit Reserpin behandelte Tiere. Die Versuchsanordnung war die gleiche wie in der vorangehenden Gruppe 3, nur dass an Stelle von Hydergin Reserpin verabreicht wurde und zwar in einer Dosis von 0,1 mg/kg, ebenfalls s.c.

Mit der Wahl von 1 mg/kg Hydergin 1 mal pro Tag und von Reserpin 0,1 mg/kg ebenfalls 1 mal pro Tag, war die Dauer der Einwirkung dieser Stoffe während der 6 Tage gewährleistet.

Resultate.

Die Ergebnisse dieser Versuchsreihe sind in Tab. 8, Fig. 6 dargestellt.

Die Salatdiät-*Meriones* der Gruppe 1 hatten bereits nach 2 Stunden 116% des verabreichten Volumen wieder ausgeschieden und vergrösserten nach der 4. Stunde das Gesamtvolumen nur noch wenig. Ihr Durchschnitt betrug nach 8 Stunden 151%. Die Natriummessungen ergaben Werte von 0,150 meq für die gesamte Periode, die entsprechenden Werte für Kalium lagen bei 0,537 meq.

Die Trockendiät *Meriones* der Gruppe 2 hatten nach 8 Stunden im Durchschnitt 36% ausgeschieden, wobei 4 der 6 Tiere erst nach 4 Stunden das erste Mal Harn abgegeben hatten. Die ausgeschiedene Natriummenge betrug nach ebenfalls 8 Stunden im Durchschnitt 0,024 meq, die entsprechende Kaliummenge 0,050 meq.

TAB. 8

	Anzahl Tiere	Stunden								Natrium meq/8 h	Kalium meq/8 h
		1	2	3	4	5	6	7	8		
S-Diät Meriones	6	71*	116	126	139	142	146	146	151	0,150	0,537
Tr-Diät Meriones	6	—	—	11	15	15	23	29	36	0,024	0,050
Tr-Diät + Hydergin	6	—	8	12	15	15	18	24	34	0,070	0,067
Tr-Diät + Reserpin	7	14	12	23	41	60	79	89	98	0,019	0,055

* Harnvolumina in % der Belastung

Die mit Hydergin behandelten und auf Trockenfutter gehaltenen Tiere der Gruppe 3, hatten nach 8 Stunden 34 % der Belastung ausgeschieden. Wie bei den Trockendiät Tieren, setzte die Harnproduktion erst zwischen der 2. und der 3. Stunde ein. Die abgegebene Natriummenge betrug 0,070 meq, die von Kalium 0,087 meq.

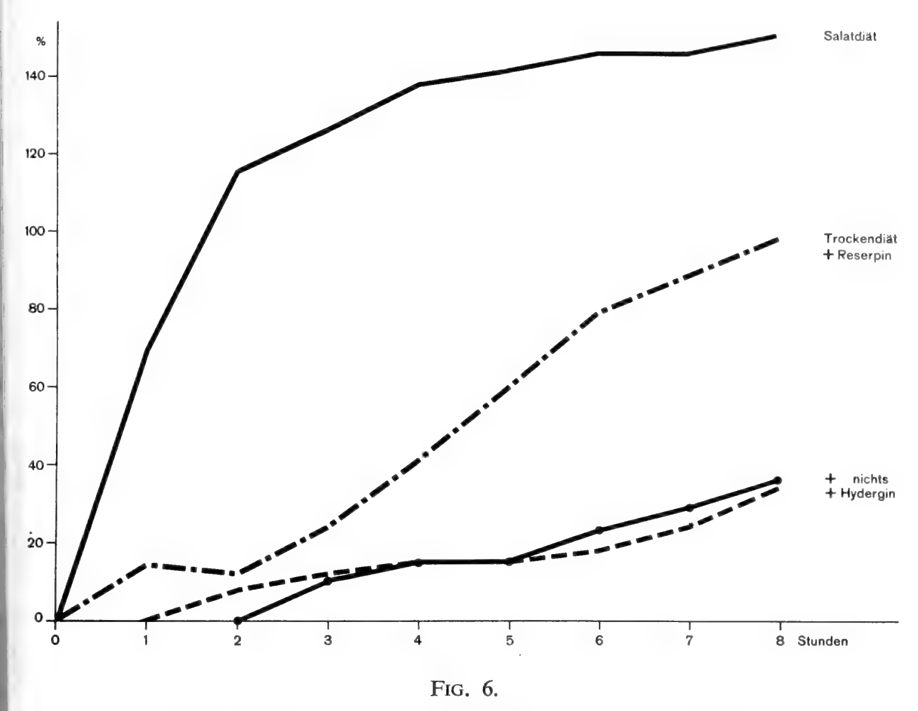


Fig. 6.

Volumenausscheidung in % der Belastung nach 1—8 Stunden nach verschiedener Behandlung.

Die 7 mit Reserpin behandelten und auf Trockenfutter gehaltenen Tiere hatten m Ende des Versuchs 98 % des verabreichten Volumens wieder ausgeschieden. Die abgegebene Natriummenge betrug 0,019 meq, die von Kalium 0,055 meq.

Diskussion.

Die Versuche haben ergeben, dass Beeinflussung sympathischer Funktionen die Ausscheidung von Salz und Wasser hypoton belasteter *Meriones* verändert. Dabei haben die gewählten Massnahmen nicht gleichartig gewirkt: Hydergin, in Gemisch hydrierter Mutterkornalkaloide, welche α-adrenolytisch wirken (Goodman und Gilman 1965) liess die Wasserausscheidung unbeeinflusst, verreifachte aber die Natriumausscheidung der Trockendiättiere. Reserpin, das die Transmitterdepots postganglionärer sympathischer Fasern depletiert (Goodman

und GILMAN 1965) beeinflusste die Natriumexkretion nicht, erhöhte aber d Wasserausscheidung der Trockendiät-*Meriones* auf das Dreifache.

Beide Pharmaca, das Reserpin und Hydergin, haben auch bei andere Säugern renale Wirkungen gezeigt: Reserpin kann beim Menschen (GADDUM un Mitarbeiter 1958), beim Hund (KHAZAN und Mitarbeiter 1962), sowie bei de Ratte (KHAZAN 1962) (GARMT et al. 1959), (FLÜCKIGER 1963) eine Natrium- un Wasserretention bewirken. Diese Oligurie ist wahrscheinlich durch die beobach tete Einschränkung der glomerulären Filtrationsrate (FLÜCKIGER 1963) (MOYE 1959) zu erklären. Hydergin wirkt bei Ratten akut sowohl Natrium wie Wass ausschwemmend, doch ist der Mechanismus nicht geklärt (E. FLÜCKIGER: persön liche Mitteilung).

Sowohl Hydergin wie Reserpin senken den Vasomotorentonus, wobei vo Hydergin nachgewiesen ist (ROTHLIN und CERLETTI 1949) (ROTHLIN 195 (CERLETTI et al. 1949), dass dies auch für die Gefässgebiete der Niere (Cortex un Mark) zutrifft. Auch Vasodilatatoren vom Peptidtypus, wie Kallidin und Brady kinin bewirken Natrium- und Wasserausschwemmung, wobei diese als durc Eröffnung der Vasa recta bewirkt interpretiert wird (LEVER 1965).

Die Gegenüberstellung der unter sehr verschiedenen Versuchsbedingunge erhobenen eigenen und fremden Befunde lassen gesamthaft gesehen die Deutun zu, dass bei den Nierenfunktionsänderungen wie sie bei *Meriones* auf Trocken diät zustande kommen, tatsächlich das autonome Nervensystem beteiligt ist un zwar durch seinen Einfluss auf die medulläre Durchblutung. Völlig unklar bleit allerdings, weshalb Reserpin nur die Wasserausscheidung, Hydergin nur di Natriumausscheidung erhöhte. Die Literatur und die eigenen Daten erlaube jedoch nicht, diese unterschiedliche Wirkung zu analysieren; hierzu braucht e weitere experimentelle Unterlagen, die über den Rahmen unserer Fragestellun hinausgehen.

ZUSAMMENFASSUNG

Am Wüstennager *Meriones shawii* wurden Nierenfunktionen unter ver schiedenen Bedingungen des Wasserangebots durchgeführt.

1) *Meriones* auf Trockendiät können einen 2,7 mal so grossen gesamtosmotische Gradienten zwischen Cortex und Medulla errichten wie *Meriones* auf Salatdiä Bei beiden überwiegt im Cortex der prozentuale Anteil von Natrium und i der Medulla der von Harnstoff.

2) Im Verlauf der Ontogenese lässt sich eine parallele Entwicklung des Harnstof und des Natriumgradienten nachweisen. Die Fähigkeit zur Bildung eine konzentrierten Harns — die plötzlich zwischen dem 15. und 20. Tag erworbe wird — zeigt eine völlig andere Dynamik als die Entwicklung des gesam osmotischen Konzentrationsgradienten.

3) Das Wasserangebot beeinflusst die glomeruläre Filtrationsrate nicht, jedoch ist die Ausscheidung von Harnstoff und Wasser von diesem abhängig: bei Trockendiät wird 3 mal so viel Wasser und Harnstoff rückresorbiert wie bei Salatdiät.

4) *Meriones* zeigen bei Salatdiät eine 4 mal so grosse Gesamtdurchblutung der Niere wie *Meriones* auf Trockendiät.

5) Die Beeinflussung sympathischer Funktionen bewirkt Veränderungen der Ausscheidung von Salz (Hydergin) und Wasser (Reserpin).

Summary

The kidney functions of the desert rat *Meriones shawii* were studied under various conditions of water supply.

1) *Meriones* kept on a dry diet establish a total osmotic gradient between cortex and medulla 2.7 times greater than *Meriones* on lettuce diet. Both show a higher percentage of sodium in the cortex and of urea in the medulla.

2) In the course of ontogeneses there is a parallel development of the urea- and sodium-gradient. The ability to form a concentrated urine — which is acquired between the 15th and 20th day — shows a completely different dynamic form than that of the development of the total osmotic gradient.

3) The glomerular filtration rate is not influenced by differences in dietary supply of water. The excretion of urea changes with the water intake. *Meriones* on a dry diet resorb 3 times as much urea and water than *Meriones* on a lettuce diet.

4) *Meriones* on a lettuce diet have a kidney total blood flow 4 times that of *Meriones* on a dry diet.

5) Alterations of sympathetic functions produce changes in the excretion of salt as in the case of treatment with Hydergin and of water as after Reserpine.

Résumé

Les fonctions rénales du rongeur du désert *Meriones shawii* ont été étudiées dans différentes conditions d'apport d'eau.

1) Les Mériones soumis à une diète sans eau peuvent établir entre le Cortex et le Medulla un gradient osmotique total 2,7 fois plus élevé que les Mériones soumis à un régime de salade. Dans les deux cas la teneur en sodium est plus élevée dans le Cortex et celle en urée dans la Medulla.

2) Au cours de l'ontogenèse le développement parallèle du gradient d'urée et de sodium a pu être mis en évidence. La capacité de produire une urine plus concentrée, qui est acquise entre le 15e et le 20e jour, présente une dynamique différente de celle du développement du gradient osmotique total.

3) L'apport d'eau n'influence pas la filtration glomérulaire, mais tient sous sa dépendance l'excrétion d'urée et d'eau. Chez les Mériones soumis à une diète sans eau la résorption d'eau et d'urée est trois fois plus élevée que chez ceux soumis à une diète à la salade.

4) Les Mériones soumis à un régime de salade présentent une perfusion sanguine totale du rein quatre fois plus élevée que ceux soumis à une diète sans eau.

5) Une altération des fonctions sympathiques cause des variations de l'excrétion de sel (Hydergin) et d'eau (Reserpin).

LITERATUR

ABBRECHT, P. H. 1960. *Flow rate of urine as a determinant of renal countercurrent multiplier system.* Am. J. Physiol. 199: 919-922.

BERLINER, R. W. and D. W. DAVIDSON. 1957. *Production of a hypertonic urine in the absence of pituitary antidiuretic hormone.* J. clin. Invest. 36: 1416-1427.

— N. G. LEVINSKY, D. G. DAVIDSON and M. EDEN. 1958. *Dilution and concentration of the urine and the action of antidiuretic hormone.* Am. J. Med. 24: 730-744.

BRAY, G. A. and A. S. PRESTON. 1961. *Effect of urea on urine concentration in the rat.* J. clin. Invest. 40: 1952-60.

CARLISKY, N. J. 1963. *Possible source of urea in frog kidney homogenate.* Fed. Proc. 22: 277.

CERLETTI, A., R. BIRCHER und E. ROTHLIN. 1949. *Protektive Wirkung von CCK 179 (Hydergin) auf die Entstehung der corticalen Nierenischämie (= sg. Oxfordshunt).* Helv. Physiol. Acta 7: C 7.

CLAPP, J. R. 1966. *Renal tubular reabsorption of urea in normal and protein-depleted rats.* Am. J. Physiol. 210: 1304-1308.

CORCORAN, A C and I. H. PAGE, 1947. *Effect on renal function of rats of substances containing Vit. A.* Fed. Proc. 6: 91.

CZOK, G., W. KREIENBERG und D. MERTZ. 1952. *Eine Vereinfachung der* p-*Aminohippursäurebestimmung.* Klin. Wschr. 30: 227-228.

DEL GRECO, F. and H. E. DE WARDENER. 1956. *The effect on urine osmolarity of a transient reduction in glomerular filtration rate and solute output during a water diuresis.* J. Physiol. (Lond.) 131: 307-316.

FLÜCKIGER, E. 1963. *Die Leistung von Brinaldix bei gestörtem Salz- und Wasserhaushalt.* Schw. med. Wchschr. 93: 1662-1664.

FRIEDMAN, S. M., J. R. POLLEY and C. L. FRIEDMAN. 1948. *The effect of desoxycorticosterone acetate on blood pressure, renal function and electrolyte pattern in the intact rat.* J. exp. Med. 87: 329-337.

FÜHR, J., J. KACZMARZYK und C. D. KRÜTTGEN. 1955. *Eine einfache colorimetrische Methode zur Inulinbestimmung für Nierenclearance Untersuchungen bei Stoffwechsel-Gesunden und Diabetikern.* Klin. Wchschr. 33: 729-730.

GADDUM, J. H., W. A. KTIVOY and G. LAVERTY. 1958. *The action of reserpine on the excretion of adrenaline and noradrenaline.* J. Neurochem. 2: 249-253.

GARDNER, K. D. Jr. and R. H. MAFFLY. 1964. *An* in vitro *demonstration of increased collecting tubular permeability to urea in the presence of vasopressin* J. clin. Invest. 43: 1968-1975.

GAUNT, R., A. A. RENZI, N. AUTONCHAK, G. J. MILLER and M. GILMAN. 1955. *Endocrine aspects of the pharmacology of reserpine.* Ann. N. Y. Acad. Sci. 59: 22-35.

GINN, H. E., A. M. UNGER, D. M. HUME and J. A. SCHILLING. 1960. *Human renal transplantation: an investigation of the functional status of the denervated kidney after successful homotransplantation in identical twins.* J. Lab. and Clin. Med. 56: 1-13.

GOODMAN, C. S. and A. GILMAN. 1965. *The pharmacologic basis of the therapeutics,* 3rd ed. McMillan N. Y.

GOTTSCHALK, C. W., W. E. LASSITER, M. MYLLE, K. J. ULLRICH, B. SCHMIDT-NIELSEN, R. O'DELL and G. PEHLING. 1963. *Micropunture study of composition of loop of Henle fluid in the desert rat.* Am. J. Physiol. 204: 532-535.

GRAFFLIN, A. F. 1936. *Renal function in marine teleosts.* III. *The excretion of urea.* Biol. Bull. 71: 228-235.

HARGITAY, B. und W. KUHN. 1951. *Das Multiplikationsprinzip als Grundlage der Harnkonzentrierung in der Niere.* Z. Elektrochem. 55: 539-558.

HUMMEL, R. 1963. *Untersuchungen über den Elektrolyt- und Wasserhaushalt von* Meriones *shawii shawii* (Duvernoy). Helv. Physiol. Acta. Suppl. XIV, 1.

JAENIKE, J. R. 1961. *The influence of vasopressin on the permeability of the mammalian collecting ducts to urea.* J. clin. Invest. 40: 144-151.

KHAZAN, N., J. ADOR, Y. PFEIFFER and F. G. SULMAN. 1962. *The mechanisme of the antidiuretic action of reserpine.* Proc. Soc. exp. Biol. (N. Y.) 109: 32-35.

KLÜMPER, J. D., K. J. ULLRICH und H. H. HILGER. 1958. *Das Verhalten des Harnstoffs in den Sammelrohren der Säugetierniere.* Pflügers Arch. ges. Physiol. 267: 238-243.

KRAMER, K. 1959. *Fortschritte der normalen Physiologie der Niere.* Klin. Wchschr. 37: 109-116.

— THURAU, K. und P. DEETJEN, 1960. *Hämodynamik des Nierenmarks.* I. *Mitteilung. Capillare Passagezeit, Blutvolumen, Durchblutung, Gewebshämatokrit und* 0_2*-verbrauch des Nierenmarks* in situ. Pflügers Arch. ges. Physiol. 270: 251-269.

LASSITER, W. E., C. W. GOTTSCHALK and M. MYLLE. 1961. *Micropuncture study of net-transtubular movement of water and urea in nondiuretic mammalian kidney.* Am. J. Physiol. 200: 1139-1146.

LEVER, A. F. and W. KRIZ. 1965. *The vasa recta and the countercurrent multiplication.* Acta med. Scand. 178: Suppl. 434, 1-43.

LEVITIN, H., A. GOODMAN, G. PIGEON and F. H. EPSTEIN. 1962. *Composition of the renal medulla during water diuresis.* J. clin. Invest. 41: 1145-1151.

LITCHFIELD, J. B. 1958. *Blood pressure in infant rats.* Physiol. Zool. 31: 1-6.

MARSHALL, E. K. 1932. *The secretion of urea in the frog.* J. cell. and comp. Physiol. 2: 349.

Mc Cance, R. A. and E. M. Widdowson. 1951-1953. *Normal and abnormal aspects of renal function in early life.* Ber. physik.-med. Ges. Würzburg N.F. 66, 115-135.

Morel, F. et M. Guinnebault. 1961. *Les méchanismes de concentration et de dilution de l'urine.* J. Physiol. (Paris) 53: 75-130.

Moyer, J. H. 1955. *Cardiovascular and renal hemodynamic response to reserpine (Serpasil) and clinical results of using this agent for the treatment of hypertension.* Ann. N. Y. Acad. Sci. 59: 82-94.

Niesel, W. 1963. *Möglichkeiten der Konzentrierung von Stoffen in biologischen Gegenstromsystemen.* Pflügers Arch. ges. Physiol. 276: 555-567.

O'Dell, R. and B. Schmidt-Nielsen. 1960. *Concentrating ability and kidney structure.* Fed. Proc. 19: 366.

— J. Schlegel and J. Cuellar. 1962. *Concentrations of* J_{131} *labeled hippuran and urea in the kidney under conditions of stop-flow.* Proc. I.U.P.S. 22 Congr. Leyden 2, 270.

Pitts, R. F. and I. M. Korr. 1938. *The excretion of urea by the chicken.* J. cell and comp. Physiol. 11: 117.

Richards, A. N. 1938. *Processes of urine formation.* Proc. Roy. Soc. (Lond) Ser. B. 126, 398.

Rothlin, E. und A. Cerletti. 1949. *Pharmakologie des Hochdrucks.* Verh. Dtsch. Ges. Kreislaufforschung 15: 158-188.

Rothlin, E. 1952. *Behandlung der essentiellen Hypertonie.* Die Therapiewoche 2: 585-592.

Saikia, T. C. 1965. *The acute effect of vasopressin upon the composition of the rat renal cortex and medulla.* Quart. J. exp. Physiol. 50: 158-168.

Schmidt-Nielsen, K., B. Schmidt-Nielsen and A. Brokaw. 1948. *Urea excretion in the desert rodents exposed to high protein diet.* J. cell and comp. Physiol. 32: 361-380.

Schmidt-Nielsen, B. 1952. *Renal tubular excretion of urea in kangaroo rats.* Am. J. Physiol. 170: 45-56.

— K. Schmidt-Nielsen, T. R. Houpt and S. A. Jarnum. 1957. *Urea excretion in the camel.* Am. J. Physiol. 188: 477-484.

— 1958. *Urea excretion in mammals.* Physiol. Rev. 38: 139-168.

— R. O'Dell. 1959. *Effect of diet on distribution of urea and electrolytes in kidneys of sheep.* Am. J. Physiol. 197: 856-860.

— R. O'Dell and H. Osaki. 1961. *Interdependence of urea and electrolytes in production of a concentrated urine.* Am. J. Physiol. 200: 1125-1132.

— and R. O'Dell. 1961. *Structure and concentrating mechanisme in the mammalian kidney.* Am. J. Physiol. 200: 1119-1124.

— 1962. *Movements of urea in the renal countercurrent-system.* Proc. Leyden, Int. Congr. Physiol. Sci. 22nd, vol. 1, 377-380.

Shipley, R. E. and R. S. Study. 1951. *Changes in renal blood flow, extraction of inulin, glomerular filtration rate, tissue pressure and urine flow with acute alterations of renal arterial blood pressure.* Am. J. Physiol. 167: 676-688.

Smith, H. W. 1941. *Note on the interpretation of clearance methods in the diseased kidney.* J. clin. Invest. 20: 631-635.

— 1951. *The Kidney. Structure and function in health and disease.* Oxford University Press N. Y.

THURAU, K., P. DEETJEN und K. KRAMER. 1960. *Hämodynamik des Nierenmarks. II. Wechselbeziehung zwischen vasculärem und tubulärem Gegenstromsystem bei arteriellen Drucksteigerungen, Wasserdiurese und osmotischer Diurese.* Pflügers Arch ges. Physiol. 270: 270-285.

TRUETA, J., A. E. BARCLEY, P. M. DANIEL, K. J. FRANKLIN and M. M. C. PRICHARD. 1948. *Studies of the renal circulation.* Oxford, Blackwell Scientific Publications, Ltd.

TRUNIGER, B. and B. SCHMIDT-NIELSEN. 1964. *Intrarenal distribution of urea and related compounds: effects of nitrogen intake.* Am. J. Physiol. 207: 971-978.

ULLRICH, K. J., F. O. DRENCKHAHN und K. H. JARAUSCH. 1955. *Untersuchungen zum Problem der Harnkonzentrierung und-verdünnung.* Pflügers Arch. ges. Physiol. 261: 62-77.

— K. KRAMER and J. W. BOYLAN. 1961. *Present knowledge of the countercurrent system in the mammalian kidney.* Progr. cardiov. dis. 3: 395-431.

— 1962. *Direct evidence for a sodium-chloride pumping mechanisme in the thin Henle's loop and for a relatively small* in vivo *glycolysis in the kidney medulla.* Proc. I.U.P.S. 22nd Congr. Leyden, pp. 367-370.

— B. SCHMIDT-NIELSEN, R. O'DELL, G. PEHLING, C. W. GOTTSCHALK, W. E. LASSITER and M. MYLLE. 1963. *Micropuncture study of composition of proximal and distal tubular fluid in rat kidney.* Am. J. Physiol. 204: 527-531.

VALTIN, H. 1966. *Sequestration of urea and nonurea solutes in renal tissues of rats with hereditary hypothalamic Diabetes insipidus: effect of vasopressin and dehydration on the countercurrent mechanisme.* J. clin. Invest. 45: 337-345.

VAN SLYKE, D., C. P. RHODAS, A. HILLER and A. S. ALVING. 1934. *Relationship between urea excretion, renal blood flow, renal oxygen consumption and diuresis. The mechanisme of urea excretion.* Am. J. Physiol. 109: 336-374.

WIRZ, H., B. HARGITAY und W. KUHN. 1951. *Lokalisation des Konzentrierungsprozesses in der Niere durch Kryoskopie.* Helv. Physiol. Acta 9: 196-207.

— 1953. *Der osmotische Druck des Blutes in der Nierenpapille.* Helv. Physiol. Acta 11: 20-29.

— 1956. *Der osmotische Druck in den corticalen Tubuli der Rattenniere.* Helv. Physiol. Acta 14: 353-362.

Tome 75, nº 3 — Mars 1968

Zum Verhalten der jungen Trottellumme *(Uria aalge)*[1,2,3] gegenüber Fisch

von

A. OBERHOLZER und **B. TSCHANZ**
Abteilung für Verhaltensforschung des Zoologischen Institutes
der Universität Bern, Feldstation Röst, Norwegen

Mit 5 Textabbildungen

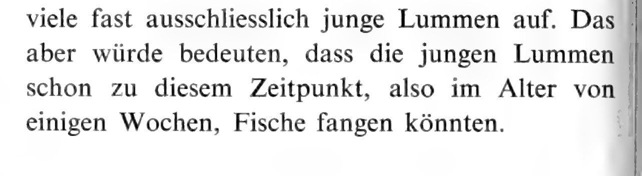
EINLEITUNG

In den Sommern 1964 — 66 wurde während je drei Monaten auf der Insel Röst, einem südlichen Ausläufer der Lofoten, das Futterverhalten der jungen Trottellumme untersucht.

Auf der zwei Kilometer davon entfernten Vogelinsel Vedöy brüten neben andern Meervögeln viele Trottellummen auf schmalen Felsgesimsen. Während der drei Wochen dauernden Entwicklungszeit auf dem Gesimse wird das einzige Junge von beiden Eltern ausschliesslich mit ganzen Fischen gefüttert. Dabei trägt der Altvogel einen Fisch derart längs im Schnabel, dass nur noch die Schwanzflosse ein wenig herausragt, beugt sich tief zum Jungen hinunter und lässt den Fisch langsam schwanzvoran herausgleiten. Das Kücken fasst den herunterfallenden Fisch, lässt ihn in seinem Schnabel durchgleiten und verschlingt ihn kopfvoran (Abb. 1, S. 44) (Tschanz 1959).

Nach der Entwicklungszeit auf dem Fels folgt es seinen Eltern aufs offene Meer hinaus. Auf Anhieb schwimmt und taucht das Junge sehr gewandt. Nach Aussagen von Fischern halten sich im Herbst während Wochen etwa fünf Kilometer nordwestlich des Vogelberges neben andern Alkenvögeln auch

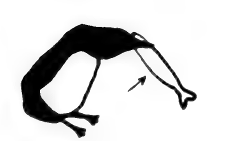
[1] Mit Unterstützung des Schweiz. Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung Nr. 3440.
[2] Der Firma J. R. Geigy Basel sei an dieser Stelle für das Zurverfügungstellen von Vogelmarkierfarbe bestens gedankt.
[3] Vorläufige Mitteilung.


viele fast ausschliesslich junge Lummen auf. Das aber würde bedeuten, dass die jungen Lummen schon zu diesem Zeitpunkt, also im Alter von einigen Wochen, Fische fangen könnten.

PROBLEMSTELLUNG

Die Altvögel tauchen nach Fischen. Entsprechend der geschilderten Fischübernahme durch den Jungvogel und dem später eintretenden Jagdverhalten ist zu unterscheiden zwischen dem Fassen des Fisches während der Fütterung und demjenigen beim Tauchen.

In der vorliegenden Arbeit wird das Jagdverhalten ins Auge gefasst, nicht zuletzt deshalb, weil es abgesehen von den Alkenvögeln noch andere fischfressende Vogelarten gibt, von denen bekannt ist, dass viele — wenn nicht alle — den Fisch in der Kopfgegend fassen und kopfvoran verschlingen. Auf dem Fels hat das Küken kaum die Möglichkeit, den ganzen Fisch zu sehen und Erfahrungen für das Jagdverhalten zu sammeln. Unter welchen Voraussetzungen der Übergang von der Juvenilform der Fischübernahme zum adulten Jagdverhalten erfolgt, ist Gegenstand dieser Arbeit. Hierzu ist u.a. die Beziehung des Lummenkükens zum Fisch zu untersuchen.



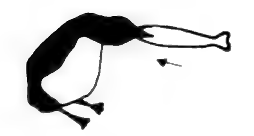


ABB. 1

Fütterung des Lummenkükens durch den Altvogel (Beschreibung im Text)

VERSUCHSMETHODE

Um jeden Einfluss von Erfahrungen mit Futter auszuschalten, wurden die Lummen ab Ei von uns aufgezogen. Alle Ergebnisse resultieren aus Erstversuchen mit ½—2½ Tage alten, noch nie gefütterten Jungen. Die Versuchsanlage war gleichmässig gestaltet und ausgeleuchtet. Bei allen Versuchen wurde das Junge

mit dem Rücken gegen den Experimentator bei etwa 5 cm Abstand in die Mitte des quer vor ihm am Boden liegenden Fisches gestellt. Nachdem es sich, unter den Händen eingekuschelt, beruhigt hatte, wurde es freigegeben, um den Fisch fassen zu können (Abb. 2).

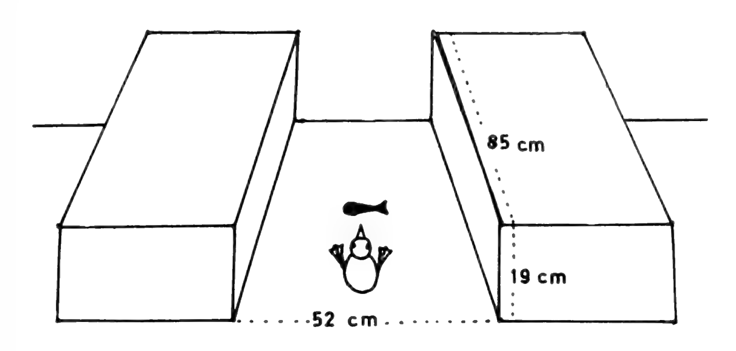


Abb. 2
Versuchsanlage (Beschreibung im Text)

Geboten wurden der unveränderte Brisling (Clupea sprattus) und 5 Modelle (aus Brisling) (Abb. 3 A—F). Die Länge aller Modelle betrug 8-10 cm.

Der unveränderte Brisling ist gekennzeichnet durch ein sehr kontrastreiches Auge und durch den breitesten und zugleich dicksten Körperbereich hinter dem Kiemendeckel (Abb. 3 A).

Das Modell B hat gleichgestaltete Enden. Das Kopfende ist mit Fischhaut zugedeckt. Dadurch entsteht ein gleichseitiges Merkmalsgefälle (Nullmodell, Abb. 3 B).

Auf dem schwanzseitigen Ende eines Nullmodells liegt ein Fischauge (Modell C, Abb. 3 C). Hier handelt es sich um Zweitversuche, da diesen Küken zuerst ein Nullmodell ohne Auge und dann ein solches mit Auge dargeboten worden ist.

Das Modell D ist so zurechtgeschnitten, dass die grösste Verdickung (darunter verstehe ich die grösste Breite und Dicke zusammen) an der Schwanzseite liegt. Auch bei diesem Modell ist das Kopfende mit Fischhaut bedeckt (Abb. 3 D).

Beim Modell E ist als einzige Veränderung das Auge mit Fischhaut bedeckt (Abb. 3 E).

Beim Modell F ist nicht nur das Auge zugedeckt, sondern zusätzlich ein Auge auf den Schwanz gelegt (Abb. 3 F).

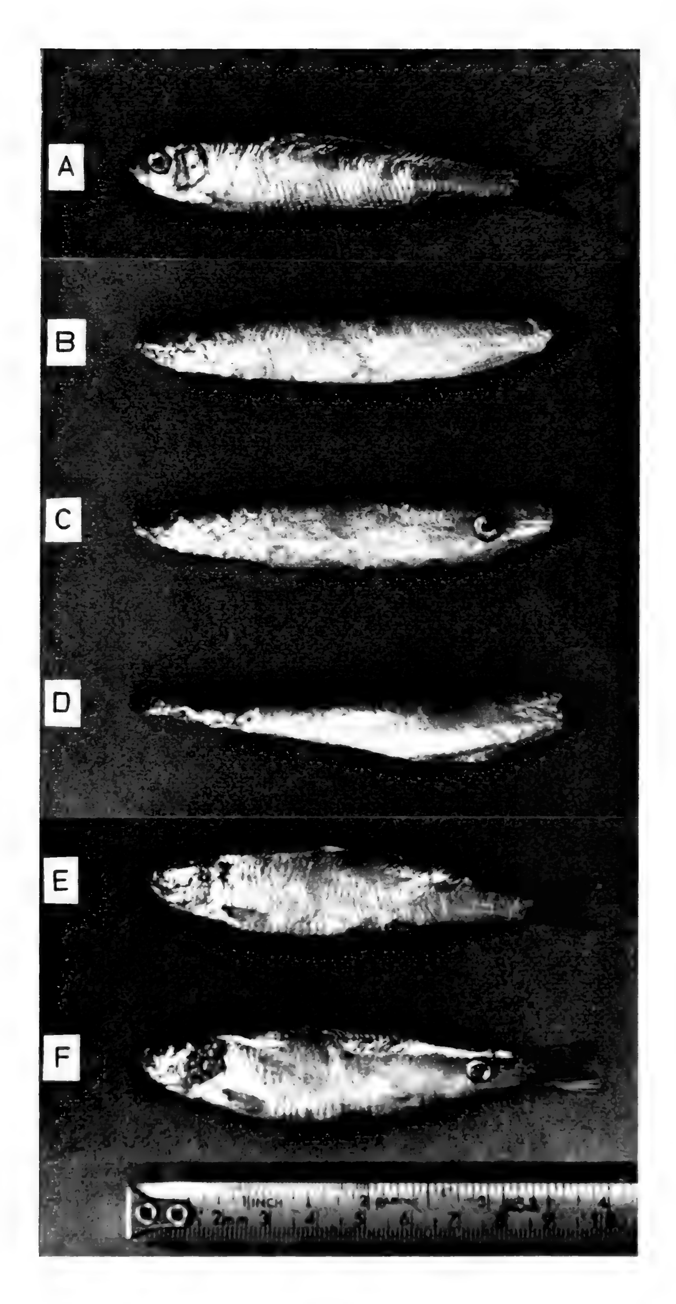


ABB. 3

Futtermodelle: A: Unveränderter Fisch. B: Nullmodell (Modell mit gleichseitigem Merkmalsgefälle). C: Nullmodell mit Auge. D: Modell mit grösster Verdickung. E: Fisch mit verdecktem Auge. F: Fisch mit verdecktem Auge und Auge auf dem Schwanz

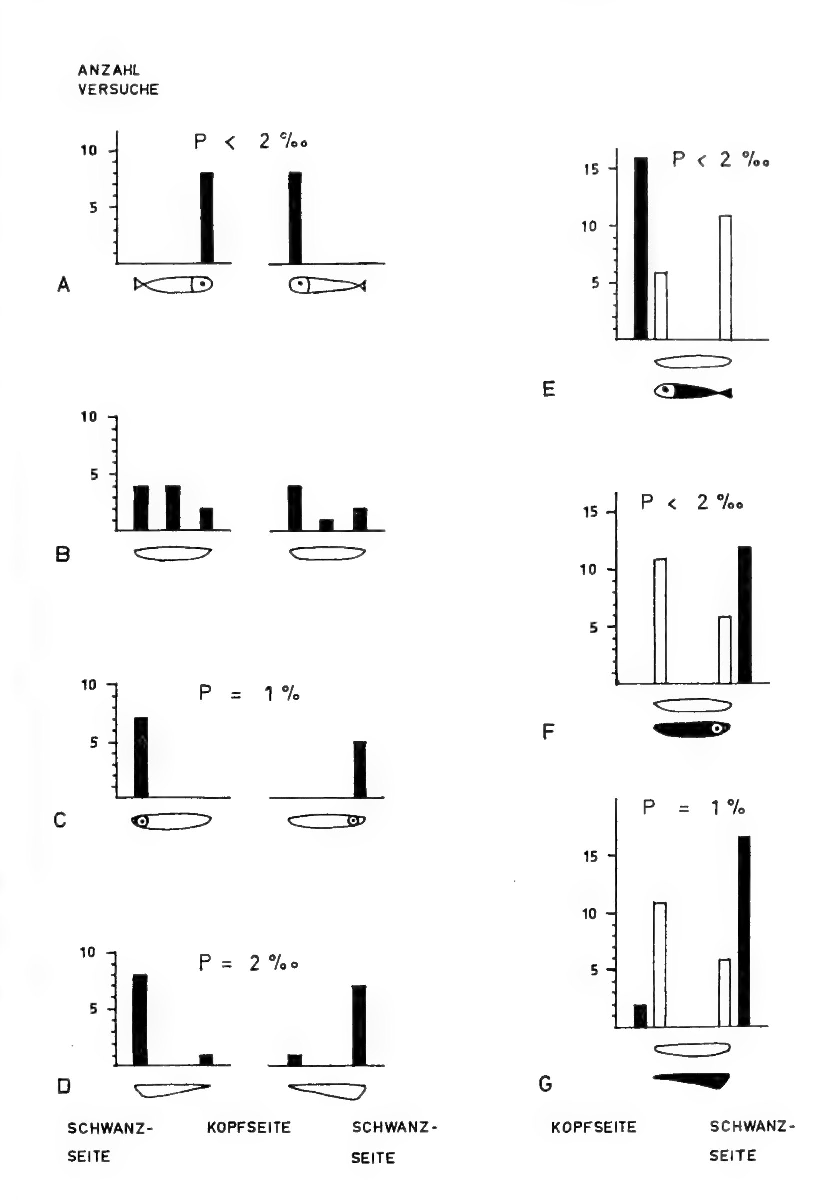


ABB. 4

Fassversuche mit folgenden Modellen:

A. Unveränderter Fisch. — B. Nullmodell (gleichseitiges Merkmalsgefälle). — C. Nullmodell mit Auge. — D. Modell mit grösster Verdickung. — E. F. G. Zusammenfassungen der Versuche A, B, C, D geordnet nach entsprechendem Merkmalbereich:

E. Vergleich der Ergebnisse A + B (Kopfbereich — übriger Köperbereich)
F. Vergleich der Ergebnisse C + B (Schwanzbereich — übriger Körperbereich)
G. Vergleich der Ergebnisse D + B (Schwanzbereich — übriger Körperbereich)

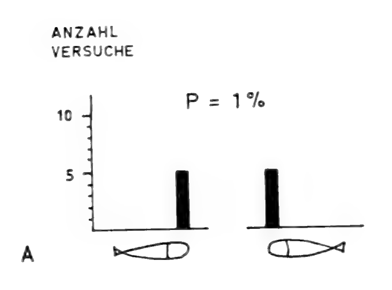
ERGEBNISSE

Abgesehen vom Versuch mit dem Nullmodell sind alle Ergebnisse mit einem P gesichert, das nicht grösser als 1% ist (Vierfeldertest, Diem 1962)[1].

Schon futterunerfahrene Küken fassten am Boden liegenden Fisch und Fischmodelle.

Den unveränderten Fisch fassten alle 16 Küken am Kopf, woraus zu schliessen ist, dass Merkmale des Fischkopfes das Fassen steuern und dass diese Steuerung angeborenermassen vorliegt (Abb. 4 A, S. 47).

Das Nullmodell wurde an beliebiger Stelle gefasst und damit wurde kein Teil bevorzugt (Abb. 4 B). Wohl sind die Zahlen zu klein, um in einem Homogenitätstest eine gleichmässige Verteilung festzustellen. Werden aber die Ergebnisse der beiden ersten Versuche zusammengefasst und im Vierfeldertest verglichen, ergibt sich ein gut gesicherter Unterschied (Abb. 4 E). Daraus geht hervor, dass keine einheitliche Steuerung des Fassens mehr zustande kommt.



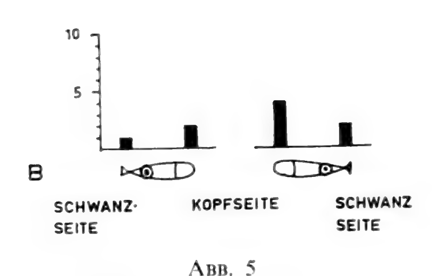


Abb. 5

Fassversuche mit folgenden Modellen: A. Fisch mit verdecktem Auge. — B. Fisch mit verdecktem Auge und Auge auf dem Schwanz

Das Nullmodell mit dem Fischauge fassten alle 12 Tiere auf der Höhe des Auges, was zeigt, dass das Auge als steuernder Reiz wirkt (Abb. 4 C + F).

Das Modell D fassten 15 von 17 Tieren auf der Höhe der grössten Verdickung (Abb. 4 D + G). Damit wirkt auch die grösste Verdickung als steuernder Reiz.

Den Fisch mit dem verdeckten Auge fassten die 10 Tiere an der gleichen Stelle wie beim unveränderten Fisch, woraus zu schliessen ist, dass auch ohne Auge und damit durch andere Merkmale die Steuerung des Fassens gewährleistet ist (Abb. 5 A).

Ein gleiches Modell, jedoch mit einem Auge auf dem Schwanz, fassten von 10 Tieren 6 am Kopf und 3 auf der Höhe des Auges (Abb. 5 B). Aus dem Verhalten eines Kükens wurde die Wirksamkeit beider Enden für die

[1] Herrn Prof. Dr. S. Rosin und Herrn Dr. C. Rytz verdanke ich wesentliche Ratschläge für die statistische Auswertung.

Steuerung des Fassens ersichtlich: Das Küken bewegte den Kopf seitlich hin und her, wandte sich einmal dem Kopfende, das andere Mal dem Schwanzende zu und gab schliesslich keinem von beiden den Vorzug. Trotzdem die Zahlen zu klein sind — der Versuch ist noch nicht abgeschlossen — können wir vermuten, dass dem Fischauge für die Steuerung des Fassens eine geringere Bedeutung zukommt als allen andern Merkmalen des Fischkopfes zusammen.

DISKUSSION

Bei der vorliegenden Arbeit wurde das Fassen untersucht. Darunter verstehe ch eine Bewegung des Kopfes in dessen Längsrichtung, wobei der Schnabel kurz ach Beginn der Bewegung geöffnet und der Gegenstand in den Schnabel aufenommen wird. Im Gegensatz dazu wird er beim Picken kurz vor Erreichen des Gegenstandes fast oder ganz geschlossen, wobei dieser nur berührt wird. Eine enauere Beschreibung der beiden Handlungen wird aber erst nach Filmanalysen nöglich sein. Ebenfalls hat es sich noch nicht herausgestellt, ob das Picken als in weniger intensives Fassen oder als eine davon verschiedene Handlung aufzuassen ist.

Das Hauptgewicht der Arbeit liegt nicht auf der Untersuchung der auslösenden Reize des Pickens (Collias 1957, Cullen 1962, Hailmann 1962, Quine . Cullen 1964, Tinbergen 1950, Weidmann 1958 u. 1961 u.a.m.), sondern der teuernden Reize des Fassens (Hunt 1964). Trotzdem steht noch nicht fest, ob eine Trennung zwischen auslösenden und steuernden Reizen beim Fassen des Fisches urch die Lumme möglich ist. Erstaunlicherweise liegt nun die Steuerung des Fischassens vom Boden schon zu einer Zeit vor, zu der dieses Fassen noch in keiner Veise Bestandteil des natürlichen Verhaltens ist. Das Vorliegen dieser Steuerung ber könnte beim Jagen die Ansprechbarkeit der jungen Lumme auf Fisch erleichern, obwohl sich das Fischfassen beim Jagen von demjenigen am Boden u.a. urch das Vorhandensein der Bewegung des Fisches unterscheidet. Würde das agdverhalten schon nach dem Wechsel vom Fels aufs Wasser vorliegen, so könnten die Jungen auch ohne Eltern mit grösserer Wahrscheinlichkeit überleben. Denn icht alle Jungvögel finden ihre Eltern, von denen sie normalerweise während och ungewisser Dauer auf dem Meer begleitet werden (Tschanz 1959). Die Vermutung, dass das Jagdverhalten schon vorliegt, ist insofern berechtigt, als an inigen handaufgezogenen jungen Lummen beobachtet worden ist, wie sie nach oten Fischen auf dem Grund eines Beckens tauchten, diese am Kopf fassten und opfvoran verschlangen. Es ist deshalb geplant, entsprechende Versuche mit ebenden Fischen durchzuführen, um festzustellen, ob die Lummen in diesem Alter auch lebende Fische erwischen. Weiter soll dann das Jagdverhalten beoachtet und untersucht werden.

Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wurde an 82 Lummenküken im Alter von ½—2½ Tagen das Verhalten gegenüber dem am Boden liegenden Fisch untersucht. Die Versuche zeigten, dass schon futterunerfahrene Küken den Fisch am Kopf fassten und kopfvoran verschlangen. Somit liegt die Steuerung des Fischfassens angeborenermassen vor. Das Fassen wird durch das Auge und die grösste Verdickung der Fischgestalt gesteuert. Die steuernde Wirkung des Auges ist vermutlich schwächer als diejenige aller andern Merkmale des Fischkopfes zusammen. Ob noch andere Merkmale der Fischgestalt als steuernde Reize wirken, soll noch untersucht werden. Die Trennung der auslösenden und steuernden Reize beim Fassen ist bis dahin noch nicht gelungen. Der mögliche Zusammenhang der Ergebnisse mit dem noch weiter zu untersuchenden Jagdverhalten wird diskutiert.

Summary [1]

The behaviour of 82 guillemot chicks, ½ to 2½ days of age, towards fish and fish models presented to them on the ground has been studied. The results show that even without previously having eaten, chicks grasp the fish by the head end and swallow it head first. Thus the orientation of the fish-grasping is innate. Grasping is oriented by the eye and by the area of greatest thickness. The influence of the eye is probably less than the combined influence of the other characters of the fish's head region. Whether still other single characters of the fish gestalt function as orienting stimuli is being further studied. It has so far not been possible to distinguish the releasing from the orienting components of the grasping stimulus. The possible relation of the results to the fishing behaviour (still under investigation) is discussed.

Résumé [2]

L'auteur étudie le comportement de 82 poussins de Guillemots, âgés de ½ à 2½ jours, envers des poissons présentés sur le sol. Il résulte des expériences que même des poussins qui n'ont encore jamais été nourris saisissent le poisson par la tête et l'engloutissent la tête la première. L'orientation de la capture du poisson est donc innée. L'acte de préhension est orienté par l'œil du poisson et le plus grand épaississement de son corps. L'œil joue probablement un rôle plus faible

[1] Die Übersetzung der Zusammenfassung ins Englische verdanke ich Frau J. H. Haavie Oslo.

[2] Die Übersetzung der Zusammenfassung ins Französische verdanke ich Frl. Dr. A. Etienne Genf.

lans cette orientation que l'ensemble de tous les autres caractères propres à la ête du poisson. La question de savoir si d'autres caractères du poisson agissent ıussi comme stimuli directeurs fera l'objet d'une étude ultérieure. Jusqu'à présent, l n'a pas encore été possible de distinguer les stimuli déclencheurs et directeurs le la capture. Le rapport possible entre ces données avec le comportement de :hasse, dont l'étude sera encore approfondie, est discuté.

LITERATUR

COLLIAS, E. C. and N. E. COLLIAS. 1957. *The response of chicks of the Franklin's Gull to parental bill-color.* Auk 74: 371-375.

CULLEN, J. M. 1962. *The pecking response of young Wideawake Terns (Sterna fuscata).* Ibis, 103*b*: 162-170.

DIEM, K. 1960. Documenta Geigy. Wissenschaftliche Tabellen. 6. Auflage.

HAILMANN, J. P. 1962. *Pecking of Laughing Gull chicks at models of the parental head.* Auk 79: 89-98.

HUNT, G. L. and W. J. SMITH. 1964. *The swallowing of fish by young Herring Gulls (Larus argentatus).* Ibis 206: 457-461.

QUINE, D. A. and J. M. CULLEN. 1964. *The pecking response of young Arctic Terns (Sterna macrura) and the adaptiveness of the « Releasing Mechanism ».* Ibis 106, 145-173.

TINBERGEN, N. and A. C. PERDECK. 1950. *On the stimulus situation releasing the begging response in the newly hatched Herring Gull chick (Larus argentatus argentatus Pont.).* Behaviour 3: 1-39.

TSCHANZ, B. 1959. *Zur Brutbiologie der Trottellumme (Uria aalge aalge Pont.).* Behaviour 14: 1-100.

— 1964. *Beobachtungen und Experimente zur Entstehung der « persönlichen » Beziehung zwischen Jungvogel und Eltern bei Trottellummen.* Verh. d. Schweiz. Naturf. Ges. Zürich: 211-216.

— 1968. *Trottellummen (Uria aalge aalge Pont.).* 4. Beiheft, Z. f. Tierps.

TUCK, L. M. and H. J. SQUIRES. 1955. *Food and feeding habits of Brunnichs Murre (Uria lomvia lomvia) on Arkpatok Island.* Journ. Fis. Res. Bd. Canadia 12: 781-792.

— 1960. *The Murres. Their distribution, populations and biology. A study of the genus Uria.* Ottava.

WEIDMANN, R. and U. WEIDMANN. 1958. *An analysis of the stimulus situation releasing food-begging in the Black-headed Gull.* Anim. Behaviour 6: 114.

WEIDMANN, U. 1961. *The stimuli eliciting begging in gulls and terns.* Anim. Behaviour 9: 115-116.

Tome 75, nº 4 — Mars 1968

Nachweis natürlicher reproduktiver Isolation zwischen Sorex gemellus sp. n. und Sorex araneus Linnaeus 1758 in der Schweiz

(Mammalia, Insectivora)

von

Jürg OTT

Mit 8 Abbildungen und 6 Tabellen

INHALTSVERZEICHNIS

1. Verzeichnis der verwendeten Abkürzungen und Symbole

A, B — Symbole für die zwei von Meylan (1964) unterschiedenen Chromosomenrassen (resp. für deren Chromosomensätze) von *Sorex araneus*.

NF — (nombre fondamental) Anzahl der Arme aller Chromosomen eines Satzes; für ein metazentrisches Chromosom ist NF = 2, für ein akrozentrisches ist NF = 1.

2 N, N — diploide resp. haploide Chromosomenzahl.

$2\,N_a$, N_a — diploide resp. haploide Anzahl Autosomen.

N_A, N_B — haploide Chromosomenzahl von Rasse A resp. B.

n — Anzahl untersuchter Individuen, gemessener Grössen, etc.

m — Standardabweichung des Mittelwertes (standard error).

p — Irrtumswahrscheinlichkeit (als Dezimalbruch).

2. Einleitung

Die vorliegende Arbeit ist als Dissertation unter der Leitung von Herrn Prof. R. Matthey in Lausanne entstanden; ich möchte meinem Lehrer an dieser Stelle danken für sein Verständnis und seine stete Bereitschaft, auf Fragen und Probleme einzugehen. Mein Dank gilt auch Herrn Prof. E. Hadorn in Zürich, der es mir ermöglicht hat, eine meinen Neigungen entsprechende Doktorarbeit an einer andern Universität auszuführen.

Herr Dr. G. H. W. Stein in Berlin hat die Schädel der 1963 und 1964 gefangenen Spitzmäuse präpariert und ausgemessen; ich möchte ihm für seine Unterstützung danken. Ich danke auch Herrn Dr. A. Meylan, der mich in meine Arbeit einführte und mir manchen Rat gab. Für weitere Unterstützung danke ich besonders noch Miss M. Hilsenrad, M.A., in Genf. Sehr dankbar bin ich auch für die finanzielle Hilfe, die ich von der Société vaudoise des Sciences naturelles erhielt.

3. ÜBERBLICK ÜBER DIE BISHER ERSCHIENENE LITERATUR ZUM CHROMOSOMENPOLYMORPHISMUS VON *Sorex araneus*

BOVEY (1949) untersuchte als erster die Chromosomen der Waldspitzmaus. Die zwei von ihm gefangenen ♂♂ (eines in Romanel-sur-Lausanne, das andere in Gryon-sur-Bex) zeigten eine Chromosomenzahl von $2N = 23$. Da er nicht über weibliche Tiere verfügte, konnte er nicht entscheiden, ob die Geschlechtschromosomen der ♂♂ vom Typus $X_1 X_2 Y$ oder $X Y_1 Y_2$ seien.

SHARMAN (1956) verglich vier männliche und zwei weibliche Chromosomensätze von Tieren aus Grossbritannien. Die Geschlechtschromosomen erwiesen sich als $X Y_1 Y_2$ beim ♂ und $X X$ beim ♀. X ist gross und fast metazentrisch; Y_2 ist akrozentrisch und etwa so lang wie der grössere Arm des X; Y_1 ist sehr klein und extrem akrozentrisch. Zudem ist die Zahl der Autosomen verschieden von Tier zu Tier (doch konstant innerhalb jedes Individuums); sie variiert zwischen 19 und 23. Der Polymorphismus ist Robertson'scher Art, d.h. die Zahl der Chromosomenarme ist konstant: $NF_a = 36$ (es ist z.B. ein metazentrisches Chromosom des einen Tieres zwei akrozentrischen eines andern homolog).

FORD, HAMERTON und SHARMAN (1957) untersuchten 50 Waldspitzmäuse aus Grossbritannien. Die Chromosomenzahlen variierten von $2N = 22$ bis 27 in verschiedenen ♂♂ und von 22 bis 25 in verschiedenen ♀♀. $NF_a = 36$ für jedes Tier. — FORD schreibt in einem Brief an MATTHEY (zitiert bei MATTHEY 1959: 205), dass die Chromosomen der Tiere aus England ganz anders aussehen als auf den von BOVEY publizierten Bildern; HAMERTON finde jedoch auf den Inseln des Ärmelkanals Tiere, deren Chromosomen mit denen in BOVEY's Beschreibung übereinstimmen, wobei für diese wie für BOVEY's Tiere $NF_a = 38$ sei.

MEYLAN (1960) stellt in der Westschweiz Populationen mit und solche ohne Chromosomenpolymorphismus fest.

MATTHEY und MEYLAN (1961) untersuchen die 6 Embryonen eines trächtigen ♀ und 9 Neugeborene eines anderen ♀ aus der Gegend des Col de Bretolet (oberhalb Champéry). In beiden Nachkommenschaften variierte die Zahl der Autosomen von $2N_a = 26$ bis 28.

MEYLAN (1964) klassifiziert die von ihm in der Westschweiz gefangenen Waldspitzmäuse in zwei cytologische Typen (resp. Chromosomenrassen), die sich in der Morphologie der Autosomen stark voneinander unterscheiden:

Rasse A mit $NF_a = 38$; hieher gehören u.a. die von BOVEY (1949) beschriebenen sowie die auf den Inseln des Ärmelkanals gefangenen Tiere.

Rasse B mit $NF_a = 36$; dazu gehören u.a. alle untersuchten Tiere aus Grossbritannien.

MEYLAN (1965) untersucht die Verbreitung von A und B in Europa.

4. Charakteristik der zwei Rassen A und B

Rasse A (vgl. Abb. 1 und 7 und Tab. 3):

Für alle Individuen findet man $NF_a = 38$ und $2\ N_a = 20$ (♂: 2 N = 23).
Geographische Verbreitung (Meylan 1965, Fig. 6): an einigen Stellen in Westeuropa; fehlt in Grossbritannien.

Bovey (1949: 453) zählte für die Bestimmung des Nombre fondamental beide Arme des ziemlich akrozentrischen Chromosomenpaares Nr. 9 und erhielt so NF = 44, $NF_a = 40$. Wie Matthey (1959: 205) und Meylan (1964: 911) berücksichtige auch ich den kurzen Arm nicht, wodurch $NF_a = 38$ wird.

Rasse B (vgl. Abb. 2):

$NF_a = 36$. Zwischen den Chromosomensätzen verschiedener Tiere bestehen Robertson'sche Beziehungen (Ford et al. 1957).

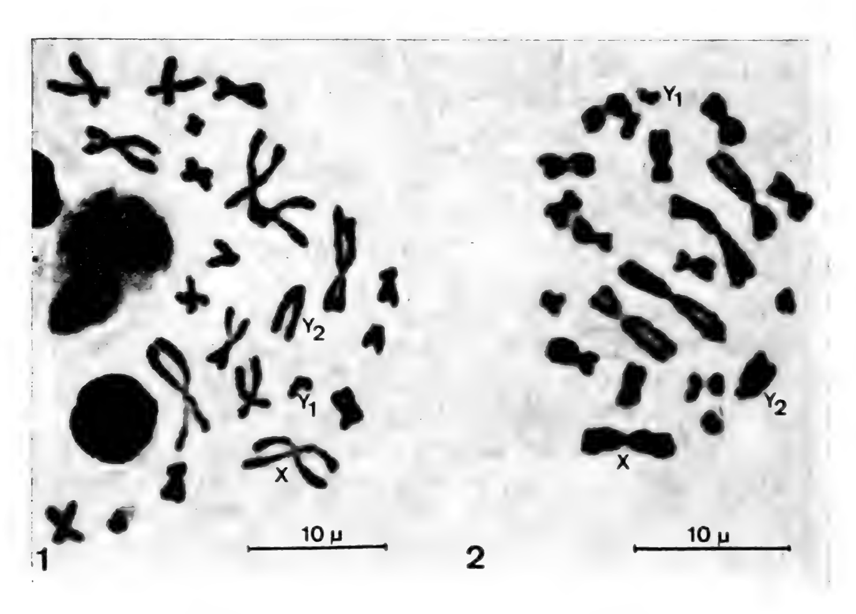


Abb. 1.
♂, Rasse A
2 N = 23.

Abb. 2.
♂, Rasse B
2 N = 23.

Theoretische Extremwerte von $2\ N_a$:

max. 36 (alle Autosomen akrozentrisch)
min. 18 (alle Autosomen meta- oder submetazentrisch).

Bisher wurden Autosomenzahlen von $2N_a = 18$ bis 30 gefunden. Die Chromosomenpaare 1, 2 und 9 (MEYLAN 1965: 640) sind nie polymorph. Je nach Gegend erstreckt sich der Polymorphismus nur auf wenige, bestimmte Autosomenpaare und fehlt in einigen Populationen überhaupt.

Geographische Verbreitung: Grossbritannien, Skandinavien, Mittel- und Osteuropa.

Bei allen Individuen von A und B erscheinen die gleichen Geschlechtschromosomen: ♂ X Y_1 Y_2, ♀ X X.

In der Meiose paaren X und Y_2 regelmässig teilweise. Das X-Chromosom erscheint dabei aus zwei Teilen zusammengesetzt: ein Teil zeigt den selben Kondensationsgrad wie die Autosomen, während sich der andere Teil früher kondensiert (Heteropyknose) wie die Geschlechtschromosomen von andern Säugern. BOVEY (1949) und SHARMAN (1956) schliessen aus diesen Befunden, dass das zusammengesetzte X durch reziproke Translokation zwischen einem Ur-X und einem akrozentrischen Autosom entstanden ist unter Verlust eines zentrischen Fragments.

Da sowohl bei A wie B derart spezielle, gleiche Formen von Geschlechtschromosomen vorkommen, darf man diese als einander homolog in den beiden Chromosomensätzen betrachten. Es erscheint daher sicher, dass die A- und B-Tiere eine gemeinsame Abstammung haben. MEYLAN (1964) konnte wahrscheinlich machen, dass sich je 4 Autosomenpaare aus Satz A und B entsprechen. Im übrigen sind die Verhältnisse sehr unklar. Offenbar haben in den beiden Sätzen mehrere ungleiche Translokationen stattgefunden, sodass eine Homologisierung entsprechender Chromosomenstücke schwierig, wenn nicht gar unmöglich wird.

Auf morphologische Unterschiede zwischen A und B wird in einem folgenden Kapitel eingegangen.

Da die A- und B-Autosomen voneinander so verschieden sind, erscheint es fraglich, ob bei Bastardierung zwischen A- und B-Tieren die Meiose geordnet ablaufen kann. Es wurde nun versucht, natürliche Bastarde zu finden und diese allenfalls näher zu untersuchen.

5. TECHNIK

5.1. *Feldbiologische Technik*

Zum Fang der Tiere wurden Kastenfallen verwendet, deren Eingang zuklappt, sobald am Köder im Falleninnern gezerrt und damit der Schliessmechanismus ausgelöst wird. Köder: kleine Würfel von ungeräuchtem Speck. Rund 50 Fallen wurden jeweils direkt vor Mauslöchern aufgestellt; zuvor hatte ich sie immer mit Gras, Laub, etc. teilweise gefüllt und mit solchem Material dann auch zugedeckt.

Die Fallen wurden alle drei Stunden kontrolliert. Gut die Hälfte aller Tiere wurde um 20 Uhr und 23 Uhr gefangen.

Gefangene Waldspitzmäuse werden in einen mind. 30 cm hohen Plastikkübel verbracht und bis zur Sättigung gefüttert. Das Futter wird (abgesehen von einer mitgebrachten Zucht von Mehlwürmern) gerade beim Fallenstellen gesammelt: Regenwürmer und kleine Schnecken. Wasser wird keines gegeben, weil die Tiere sich sonst bald den ganzen Körper nass machen und darauf innert ein bis zwei Stunden sterben.

Das ist bedauerlich, denn anscheinend haben die Waldspitzmäuse einen besonders hohen Wasserbedarf. Oft fand ich in den Fallen lebende Tiere, deren Haut ausserordentlich locker war. Nach Anfassen am Hals blieb für einige Sekunden eine Hautfalte bestehen, während sich normalerweise die Haut nach schwachen Deformationen ja sofort wieder glättet. Tiere, die dieses Phänomen zeigten, starben regelmässig innert etwa 15 Minuten, auch wenn sie vorher Mehlwürmer gefressen hatten. Erstaunlicherweise trat aber in mehreren Fällen der Tod nicht ein, wenn ich sofort die Colcemid-Lösung injiziert hatte (wässerige Lösung; vgl. nächsten Abschnitt). Die Tiere blieben dann zwar oft bewegungslos, lebten aber wider Erwarten noch mind. 1½ Std. Ich vermutete daher, dass die Tiere mit lockerer Haut unter starkem Wassermangel litten. Im Gespräch mit einem Arzt erfuhr ich später, dass beim Menschen das Lockerwerden der Haut ein typisches Zeichen für bevorstehende Exsiccose (Verdurstungstod) sei. Es scheint also, dass die Waldspitzmäuse einen viel höheren Wasserbedarf haben als vergleichbare Nager (z.B. *Apodemus*, *Clethrionomys*). Ein Hinweis darauf mag auch die Beobachtung sein, dass der Kot der Waldspitzmaus fast flüssig ist im Gegensatz zum ziemlich trockenen Kot der Nager.

5.2. *Cytologische Technik*

Die Chromosomen-Präparate wurden nach den Angaben mehrerer Autoren hergestellt (Makino und Nishimura 1952, Matthey 1953, Rothfels und Simi-novitch 1958). Die Methode sei hier in der Übersicht dargestellt.

Einige Minuten nach Fütterung: intraperitoneale Injektion von 0,1 bis 0,2 ml Colcemid Ciba (0,1 %-ige isotonische Lösung, die in Ampullen zu 1 ml erhältlich ist).

70 bis 80 Min. nach Injektion: Chloroformieren der Tiere (sie sterben innert 15 bis 30 Sekunden). Sogleich Sektion der Milz (Präparate vom Knochenmark des Oberschenkels lieferten sehr unbefriedigende Resultate): sie wird sofort in destilliertes Wasser getaucht und hier in kleine Stücke geschnitten.

Nach 10 Min. wird *Aq. dest.* durch 50%-ige Essigsäure ersetzt.

Nach 30 Min. wird ein Quetschpräparat hergestellt: auf einen albuminisierten Objektträger (Anm. 1) wird ein Stücklein Milz mit etwas Flüssigkeit gebracht

mit einem eingefetteten Deckglas (Anm. 2) bedeckt und unter einer Presse stark gequetscht. Den Objektträger stellt man nun in 70%-igen Alkohol, bis das Deckglas abfällt, bringt ihn dann an die Luft und lässt ihn eintrocknen. Im Labor färbte ich nachher die Präparate mit saurem Hämatoxylin nach Ehrlich (wichtig: nach der Färbung kurzes Differenzieren in leicht saurem 70%-igem Alkohol) und schloss sie in Kanadabalsam ein.

Die Chromosomenplatten wurden im Ultraphot II von Zeiss fotografiert (Negativvergrösserung 400 ×) und die Negative zum Ausmessen der Chromosomen 10 × vergrössert. Zur Längenmessung wurde ein Zahnrädchen (drehbar an einem Stiel befestigt) über die Chromosomenarme auf den Fotografien gerollt, wobei man leicht allen Kurven folgen kann. Die spitzen Zähne des Rädchens hinterlassen auf dem Papier Marken; der Abstand von einer Marke zur andern beträgt 1,14 mm und wird in der Messung als Längeneinheit verwendet.

Anmerkung 1.

Die Objektträger werden mit warmem Seifenwasser gewaschen, abgespült, in ein Äther-Alkohol-Gemisch gebracht und mit sehr sauberem Tuch abgetrocknet. Die so entfetteten Gläser werden nun in eine Albuminlösung getaucht und an der Luft trocknen gelassen. Herstellen der Albuminlösung: in 30 bis 40 ccm dest. Wasser gibt man einige Messerspitzen Albuminpulver und eine Messerpitze Na-Salicylat, schüttelt gut, stellt die Lösung für 24 Std. in den Kühlschrank und filtriert sie vor dem Gebrauch.

Anmerkung 2.

Die besten Resultate erzielte ich, indem ich mit zwei Fingern über meine eigene Gesichtshaut strich und so ein wenig Talg gut über das Deckglas verrieb.

5.3. *Statistische Beschreibung der Resultate*

Von allen gefundenen Häufigkeiten (insbesondere Längenmessungen) wird der Mittelwert M und der mittlere Fehler m (standard error) in der Form $M \pm m$ sowie die Anzahl n gemessener Grössen angegeben, wobei $m = s/\sqrt{n}$ (s = Streuung, standard deviation).

Zur Signifikanzprüfung von Unterschieden zwischen Mittelwerten wurde der t-Test verwendet, bei kleinen n der X-Test (van der Waerden und Nievergelt 1956).

6. Übersicht über die verarbeiteten Waldspitzmäuse

6.1. *Alter und Gewicht der Tiere*

Als bestes Kriterium für das individuelle Alter einer Waldspitzmaus bezeichnet Schubarth (1958) den Grad der Abnützung der Zahnpigmentierung; er unter-

TAB. 1.

Fangdaten.

		Anzahl Tiere			
		A	B	Bast.	ohne cytol. Resultat
Les Plans; Frenières . . .	15. Juni—15. Okt. 1962	—	6	—	—
Kontaktzone I	5. Juli —25. Sep. 1963	14	30	—	6
	20. Juli —10. Aug. 1964	—	12	—	—
Val d'Illiez (790 m ü.M.) .	5.—10. Apr. 1965	1	—	—	—
	1.—15. Aug. 1965	12	—	—	—
Les Plans	20.—25 Okt. 1965	—	3	—	—
Punkt 530 m	25. Mai—10. Juni 1966	2	—	—	—
Punkt 740 m	14. Juni 1966	—	1	—	—
Kontaktzone II	25. Juni—25. Juli 1966	10	6	—	5

scheidet dabei 4 Altersklassen. Mit einer Ausnahme (ein erwachsenes ♂ B von 1963) habe ich nur Jungtiere gefangen (Altersklasse 1). Vgl. Kap. „Schädellänge".

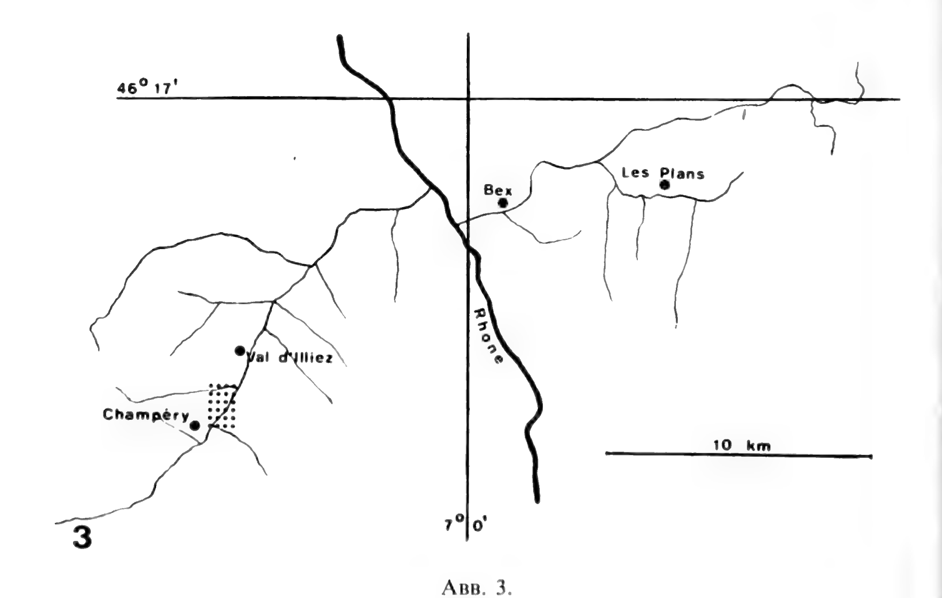


ABB. 3.

Übersichtskarte.
Das punktierte Gebiet ist auf Abb. 4, das Tal von Bex nach Les Plans auf Abb. 5 stärker vergrössert.

Das Gewicht der Tiere wurde nach dem Chloroformieren, vor der Sektion, mit einer Federwaage bestimmt (die Werte von 0 bis 30 gr. sind auf einer Skala von 6 cm Länge aufgetragen). Die Tiere wogen zwischen 6,5 und 8 gr., im Durch-

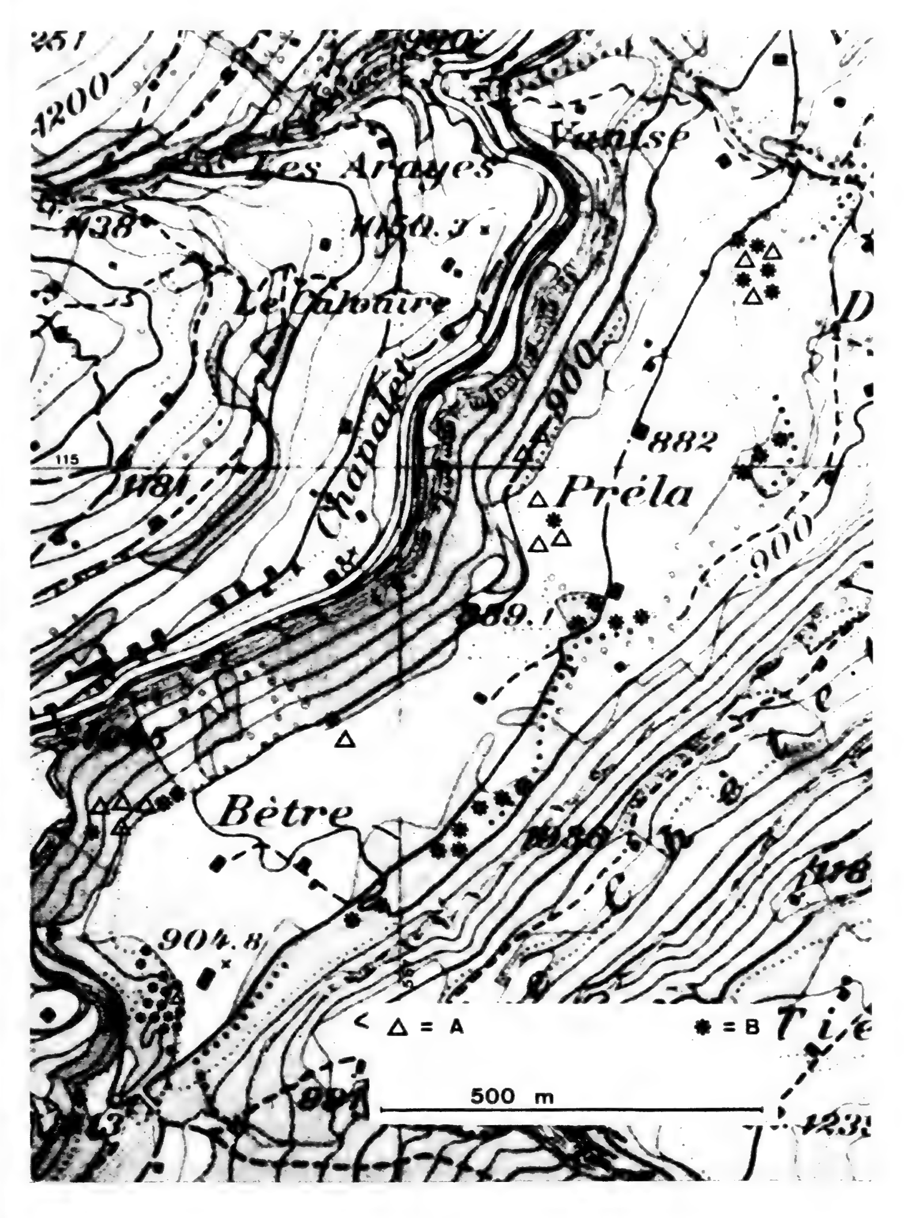


ABB. 4.

Kontaktzone I zwischen Rasse A und B. Jede Marke entspricht dem Fundort eines Tieres. (Reproduziert mit Bewilligung der Eidg. Landestopographie vom 4.2.1966.)

schnitt 7,6 gr. (das erwachsene ♂ 15 gr.); die geringen Unterschiede sowohl zwischen A und B als auch zwischen den Fängen verschiedener Jahre sind nicht signifikant.

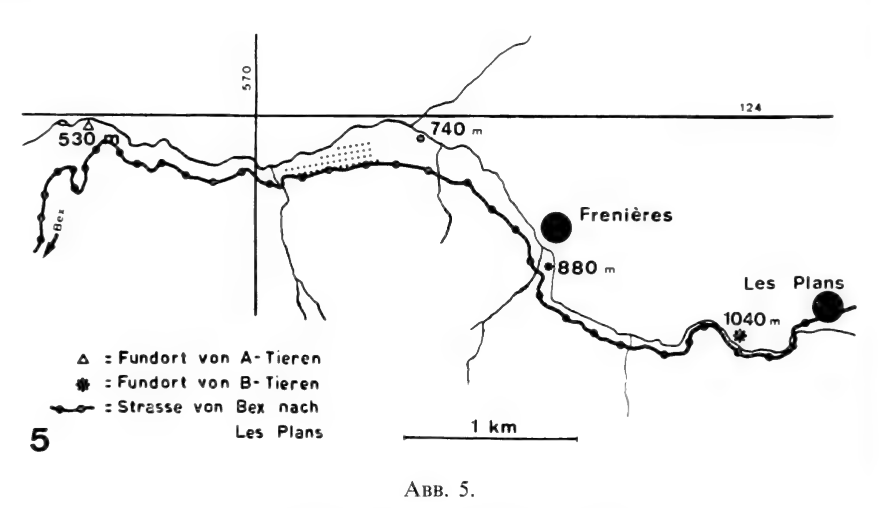


ABB. 5.

Kontaktzone II zwischen Rasse A und B.

6.2. *Fehlen von Bastarden zwischen A und B*

Wie aus Tab. 1 ersichtlich, wurden keine Bastarde gefangen. Solche wären cytologisch leicht erkennbar; ihr Chromosomensatz müsste $2\,N = N_A + N_B$ sein. An folgenden Charakteristika sind die Chromosomensätze von Rasse A, Rasse B und allfälligen Bastarden zwischen A und B sofort zu erkennen:

Kontakzone I (Abb. 3 und 4).

Satz A:	$2\,N_a = 20$
	$NF_a = 38$
	Chromosenpaar Nr. 9 (Abb. 7); dieses ist von allen andern A- und B-Chromosomen gut unterscheidbar.
Satz B:	$2\,N_a = 24$ bis 28
	$NF_a = 36$
Bastarde:	$2\,N_a = 22$ bis 24
(hypothetisch)	$NF_a = 37$.

Kritisch ist offenbar die Zuordnung von Tieren mit $2\,N_a = 24$: sie könnten der Rasse B angehören oder Bastarde sein aus der Kreuzung A ($2\,N_a = 20$) × B ($2\,N_a$ 28). Auf Abb. 6 sind die entsprechenden zwei Karyogramme einander gegenübergestellt (Chromosomenlängen der Rasse B nach MEYLAN 1964;

916 und 959). Vor allem 2 Kriterien gestatten rasch eine sichere Entscheidung, ob ein Tier mit 24 Autosomen ein Bastard sei oder zu B gehöre:

a) Chromosom Nr. 9: keines bei B, eines bei Bastarden

b) Anzahl kleiner akrozentrischer Chromosomen von der Grösse der kleinsten Metazentrischen: 9 bei B, 6 beim Bastard.

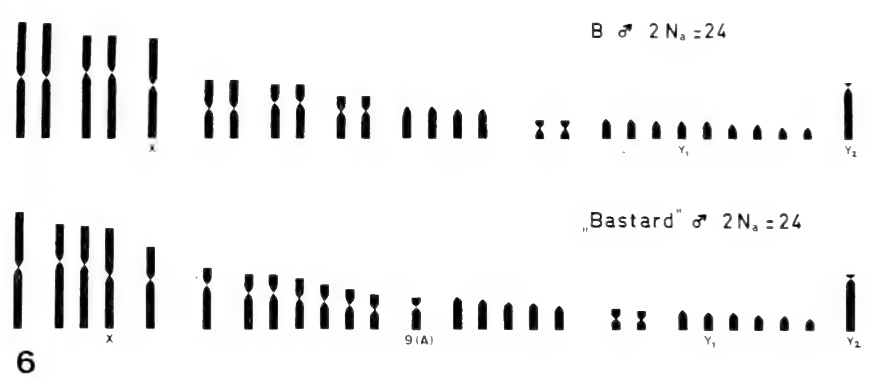


ABB. 6.

Vergleich der Karyogramme von Rasse B (2 N_a = 24) und eines Bastards (2 N_a = 24, hypothetisch).

Kontaktzone II (Abb. 5).

Hier sind die zwei Sätze (beide: 2 N_a = 20) durch folgende Merkmale vom zu erwartenden Bastardsatz (ebenfalls 2 N_a = 20) unterscheidbar:

Satz A:	2 Chromosomen Nr. 9 keine kleinen akrozentrischen Autosomen
Satz B:	4 akrozentrische Autosomen
Bastarde: (hypothetisch)	1 Chromosom Nr. 9 2 kleine akrozentrische Autosomen.

Für die folgende Betrachtung werden nur Tiere berücksichtigt, die in der Nähe von Individuen der anderen Rasse gefangen wurden. Das sind in Kontaktzone I (Abb. 4) 14 A und 15 B und in Kontaktzone II (Länge 400 m; Abb. 5) 10 A und 6 B. Total lebten also mind. 40 A- und B-Tiere in unmittelbarer Nachbarschaft. Mit dieser Beschränkung darf man annehmen, dass Chromosomensatz A etwa gleich häufig ist wie B und dass die Tiere zufällig kopulieren.

Unter diesen zwei Voraussetzungen erwartet man nach Hardy-Weinberg etwa 20 Bastarde unter 40 gefangenen Tieren. Es sei

r = 0,5 die Wahrscheinlichkeit, dass ein gefangenes Tier ein Bastard ist, und

$q = 1 - r$ die Wahrscheinlichkeit, dass ein gefangenes Tier der Rasse A oder B angehört.

Die Binomialformel gibt nun an, mit welcher Wahrscheinlichkeit W unter n Tieren k Bastarde sind:

$$W = \binom{n}{k} r^k q^{n-k}$$

Hier ist $n = 40$, $k = 0$ und $r = q = 0{,}5$. Die Wahrscheinlichkeit, dass nur zufällig keine Bastarde gefangen wurden, beträgt demnach

$$W = 0{,}5^{40} = 10^{-12}$$

Es könnten aber die Bastarde von vorneherein weniger häufig sein als A- und B-Tiere (z.B. wegen verminderter Vitalität). Wie selten dürfen die Bastarde sein, damit die Wahrscheinlichkeit W immer noch nicht grösser als 1% resp. 5% ist, dass nur zufällig keine Bastarde gefunden wurden ?

$$\text{mit } W = 0{,}01 = (1 - r)^{40} \quad \text{wird} \quad r = 0{,}11$$

$$\text{mit } W = 0{,}05 = (1 - r)^{40} \quad \text{wird} \quad r = 0{,}03$$

Eine Bastard-Häufigkeit von 3 resp. 11% statt 50% wäre aber schon Ausdruck einer praktisch vollständigen Isolation zwischen den zwei Rassen, ganz abgesehen davon, dass allfällige Bastarde wegen der grossen Chromosomen-Unterschiede zwischen A und B kaum fertil wären.

Da A und B offenbar voneinander reproduktiv isoliert sind, handelt es sich bei diesen zwei Formen um zwei Arten (sog. Geschwisterarten). An 10 Orten in Skandinavien hat MEYLAN (1965: 641) 53 Waldspitzmäuse der Art B gefangen, aber kein Tier der Art A. Wahrscheinlich hat LINNÉ (1758: 53) also ein Tier vom Typus B als *Sorex araneus* beschrieben. Die Verbreitung von A fällt mit keiner der bisher bekannten Unterarten von *Sorex araneus* zusammen (LEHMANN 1963: 175 ff.; MEYLAN 1964: 972; MILLER 1912). Ich bezeichne daher den Typus A als neue Art *Sorex gemellus* sp. n.

7. SOREX GEMELLUS sp. n.

Ordnung: *Insectivora*

Familie: *Soricidae*

Diagnose: *Sorex*art, die in den meisten Merkmalen morphologisch ununterscheidbar ist von *Sorex araneus* L. 1758. Im Vergleich mit dieser hat *Sorex gemellus* jedoch

1. einen eindeutig verschiedenen Karyotyp (Abb. 1 und 7; *Sorex araneus*: Abb. 2 und MEYLAN 1965, Fig. 5),
2. einen kürzeren Schädel und
3. einen kürzeren Schwanz.

TAB. 2.

Fang- und Messdaten zum Holotypus (T 500) und den Paratypen (T 501 bis 508).

	Fangdatum		Geschlecht	Gewicht (gr.)	Kopf-Rumpflänge (mm)	Schwanzlänge	Hinterfusslänge	Condylobasallänge
T 500	20. Jul. 1966	17 h	♂ juv.	8	59	46	13,5	19.8
T 501	30. Jun. 1966	15 h	♀ juv.	7,5	61	44	13,5	19,3
T 502	1. Jul. 1966	8 h	♂ juv.	7	59	44	13,5	19,3
T 503	8. Jul. 1966	23 h	♀ juv.	6,5	57	46	14	19,6
T 504	13. Jul. 1966	6 h	♀ juv.	8	61	45	13	19,6
T 505	13. Jul. 1966	6 h	♀ juv.	7	63	47	13,5	19.7
T 506	23. Jul. 1966	23 h	♂ juv.	8	60	46	13,5	19.5
T 507	24. Jul. 1966	14 h	♂ juv.	7,5	61	44	14	19,6
T 508	24. Jul. 1966	20 h	♀ juv.	7,5	60	45	13	19,6

Holotypus: Tier Nr. T 500, ♂ juv., deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

Fundort: Kontaktzone II, Koordinaten 570,450/123,688 (Carte nationale de la Suisse 1:25 000 von 1961, Feuille 1285 „Les Diablerets“) = 7° 03′ 23″/46° 15′ 54″. Das Gelände (lichter Wald) liegt zwischen einem Bach und der Hauptstrasse. Höhe über Meer: 740 m. Fangdatum: 20. Juli 1966, 17 Uhr.

Paratypen: 8 Tiere der Nummern T 501 bis T 508.

8. ABGRENZUNG DER ART *Sorex gemellus* VON *Sorex araneus*

8.1 *Chromosomen (vgl. Kap. 3 und 4)*

Vier ♂♂ und drei ♀♀ von *Sorex gemellus* (gefangen 1963 bis 1965) lieferten 11 schöne Metaphase-Platten. Die Längen der Chromosomenpaare sind statistisch gesichert voneinander verschieden. Ausnahmen: X und Nr. 1, Y_1 und Nr. 10 sind etwa gleich lang. Aber auf Grund des Centromerindexes ist die Entscheidung meistens sicher.

Bei Meylan (1964: 916) ist Nr. 9 länger als Nr. 8.

Auf 7 Platten ist an einem Autosom deutlich eine sekundäre Einschnürung zu erkennen. Vermutlich handelt es sich immer um das gleiche Chromosom: einen Partner von Nr. 4. Dass die Einschnürung einmal an Chromosom Nr. 3 und zweimal an Nr. 5 erscheint, ist wohl auf eine Unsicherheit bei der Numerierung der entsprechenden Chromosomen zurückzuführen; durch die Einschnürung selbst mag auch noch die Längenmessung verfälscht werden.

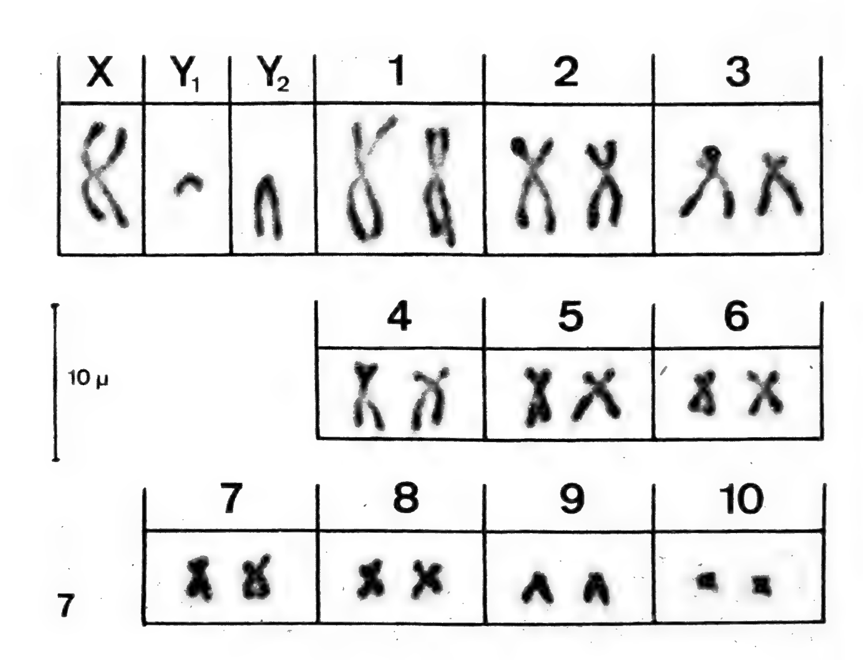


Abb. 7.

Karyogramm der Chromosomen auf Abb. 1
(*Sorex gemellus* ♂, 2 N = 23).

Sorex araneus ist in Les Plans monomorph (2 N_a = 20), in Champéry polymorph, wobei hier die Autosomenzahlen schwanken von 2 N_a = 24 bis 28, was auch Meylan (1964: 959) festgestellt hat. Tiere mit gleicher Chromosomenzahl können einen verschiedenen Karyotyp haben, weil eine gleiche Zahl akrozentrischer Chromosomen verschiedenen metazentrischen Chromosomen entsprechen kann. Für eine eindeutige Analyse der Karyotypen müsste man alle Chromosomen voneinander unterscheiden können, was mir jedenfalls für die Chromosomenpaare 3 und 4 nicht möglich scheint: ihre Längen betragen — bei gleicher Lage des Centromers — 48 und 51‰ der Gesamtlänge aller ♂ Chromosomen (Meylan

TAB. 3.

Verteilung der Autosomenzahlen von Sorex araneus *im Kontaktgebiet I.*

	Anzahl n *Sorex araneus* mit einer Autosomenzahl von 2 Na =				
	24	25	26	27	28
n =	4	0	9	16	11

964: 914). Ich teile daher von den im Kontaktgebiet I gefangenen *Sorex araneus* ıur die Autosomenzahlen mit (Tab. 3). Zwischen ♂♂ und ♀♀ ist kein Unterschied estzustellen, und die Fundorte der Tiere mit gleicher Autosomenzahl sind egellos über das Gebiet verteilt.

TAB. 4.

Messdaten der Chromosomen von Sorex gemellus.

= relative Länge (in ‰), bezogen auf die Gesamtlänge eines haploiden Chromosomensatzes ($N_a + X$).

= Centromer-Index = Länge des kurzen Arms/Gesamtlänge des Chromosoms (in %).

	L	m	C	m	n
X	159	3,2	47	0,4	14
Y_1	33	1,5	2	2,1	8
Y_2	80	1,8	9	2,1	8
1	163	2,6	38	0,6	22
2	131	1,9	40	0,6	22
3	98	1,2	28	0,7	22
4	88	1,0	35	0,7	22
5	81	1,2	39	1,4	21
6	73	1,0	40	1,1	22
7	65	0,8	41	1,0	22
8	56	1,0	45	0,7	22
9	52	1,0	32	1,2	21
10	34	1,0	47	0,9	22

8.2. *Schädellänge*

Gemessen wurde die Condylobasallänge von den Hinterhauptsgelenk-öckern bis zum Vorderrand der Zahnhöhle.

SCHUBARTH (1958: 185) stellte an 636 norddeutschen *Sorex araneus araneus* fest, ass die Tiere beim Verlassen des Nestes ausgewachsen sind, mindestens inbezug auf

die Schädellänge. Das Gleiche hat auch PUCEK (1955: 201) gefunden: „Cb.-Länge und die Gehirnkapselbreite unterliegen im Lebenszyklus keiner Veränderung."

TAB. 5.

Schädellängen.

	Schädellänge	m	n
Sorex gemellus (1963: 1966)	19,63 mm	0,07	24
Sorex gemellus (1965)	19,28 mm	0,11	13
Sorex araneus (1963-1966)	19,98 mm	0,05	49

Es dürfte also keine Rolle spielen, dass meine Exemplare alles Jungtiere sind (mit einer Ausnahme, die nicht in die folgenden Tabellen einbezogen wurde).

Ein Geschlechtsdimorphismus war nicht feststellbar.

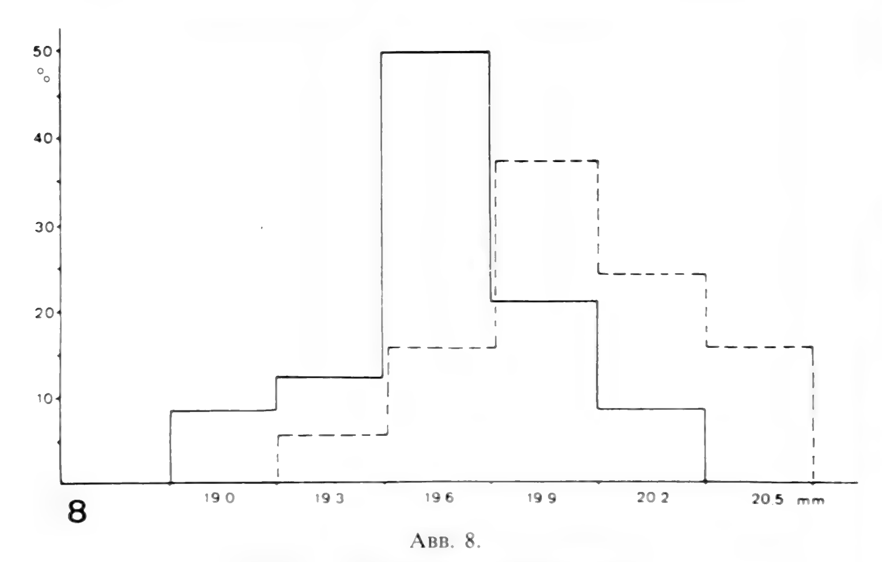


ABB. 8.

Graphische Darstellung der Schädellängen.
——— = *Sorex gemellus* (n = 24)
- - - - - = *Sorex araneus* (n = 49)
Abszisse: Klassenmitten
Ordinate: Anzahl der Tiere in %.

Die Schädel von *Sorex araneus* (= Typus B) sind in jedem Jahr und jedem untersuchten Gebiet gleich lang. Die Schädel von *Sorex gemellus* aus Kontakt-

zone I (1963) sind gleich lang wie diejenigen aus Kontaktzone II (1966); deutlich kleiner hingegen sind die Schädel der Tiere von Val d'Illiez (1965), wenn auch der Unterschied nicht sehr gut gesichert ist ($0{,}05 > p > 0{,}02$). Worauf diese Verschiedenheit beruhen könnte, weiss ich nicht. Immerhin haben auch Borowski und Dehnel (1952: 438) festgestellt, dass *Sorex araneus* in bestimmten Gebieten immer viel kleiner ist als in andern, dass die Tiere aber normal gross werden unter Laborbedingungen, und sie vermuten sehr, dass mit der Körpergrösse auch die Schädellänge variiert.

Die Differenz der Schädellängen von *Sorex gemellus* und *Sorex araneus* ist sehr gut gesichert ($p < 0{,}005$). *Sorex gemellus* ist somit kleiner als *Sorex araneus* (Schädellänge als Mass für Körpergrösse).

8.3. *Schwanzlänge*

Leider habe ich erst 1966 die äusseren Körpermasse der Tiere aufgenommen. — Der Schwanz von *Sorex gemellus* ist kürzer als der von *Sorex araneus* ($p < 0{,}01$), absolut gemessen; mit dem Relativwerten (Schwanzlänge inbezug auf Kopf-Rumpf-Länge) wird der Unterschied noch ein bisschen grösser. Ein Geschlechtsdimorphismus war nicht feststellbar.

Tab. 6.

Schwanzlängen der 1966 gefangenen Waldspitzmäuse.

	Schwanzlänge	m	n
Sorex gemellus	44,8 mm	0,4	12
Sorex araneus	47,4 mm	0,8	7

Von den Tieren der Jahre 1963 und 1964 machte ich Durchsichtspräparate und zählte die Schwanzwirbel. Es ergab sich aber nur ein unbedeutender Unterschied zwischen den zwei Arten: *Sorex gemellus* hat konstant 17 Schwanzwirbel, bei *Sorex araneus* schwanken die Zahlen zwischen 16 und 17 (Durschnitt: 16,4).

Es wurde noch der Aktivitätsrhythmus (Tageszeit, zu der die Tiere gefangen wurden) und das Körpergewicht der zwei Arten verglichen; es ergaben sich aber keine Unterschiede.

9. Diskussion

9.1. *Der Chromosomenpolymorphismus innerhalb der Art* Sorex araneus

In letzter Zeit wurden mehrere Fälle von chromosomalem Polymosphismus bei Säugern beschrieben: *Gerbillus pyramidum, Acomys minous, Mus minutoides,*

Mus triton (Übersicht über alle diese Fälle bei MATTHEY 1963: 317 ff.), *Rattus rattus* (YOSIDA et al. 1965). Diese Erscheinung kann auf vier Arten gedeutet werden (vgl. WHITE 1959: 37):

1. Der Polymorphismus ist stabilisiert durch selektiven Vorteil der Heterozygoten;
2. Die Heterozygoten sind nicht oder nur zeitweise oder lokal bevorzugt; die Heterozygotie ist eine Übergangserscheinung im Verlauf der Evolution;
3. Die Population ist im Gleichgewicht (HARDY-WEINBERG). Es sind keine evolutiven Trends vorhanden;
4. Es handelt sich um eine Mischpopulation.

Die Frage, welcher Fall für *Sorex araneus* zutrifft, kann noch nicht beantwortet werden. WHITE (1963: 157) hält das erste für wahrscheinlich (entsprechend den vor einigen Jahren bekannten Daten), da der Polymorphismus so weit verbreitet sei.

Hier liegen rein Robertson'sche Beziehungen vor. Ist nun eine niedere oder eine hohe Chromosomenzahl ursprünglich ? MEYLAN (1964: 969) bemerkt, für den zweiten Fall müsste man annehmen, dass akrozentrische Chromosomen von vorneherein die Tendenz haben, immer als gleiche Paare miteinander zu fusionieren, weil in den einzelnen Populationen von *Sorex araneus* mit niederer Chromosomenzahl überall die gleichen metazentrischen Chromosomen festgestellt werden. Nun geschieht ja die Identifikation von akrozentrischen Chromosomen nur auf Grund ihrer Länge; ob zusammengesetzte, gleich aussehende metazentrische Chromosomen in verschiedenen Populationen wirklich identisch sind, dürfte nicht so sicher sein.

Im übrigen scheint es mir durchaus denkbar, dass Fusionen/Dissoziationen von Chromosomen auch heute stattfinden; besonders Translokationen sind offenbar viel häufiger und weiter verbreitet, als bisher angenommen (WHITE 1964: 392).

9.2. *Herkunft der zwei Arten*

Die Gattung *Sorex* erschien zuerst (im Ältestpleistozän) in den nordöstlichen Teilen Mitteleuropas (JÁNOSSY 1961: 43). In der Schweiz wird *Sorex araneus* erstmals aus der Riss-Würm-Zwischeneiszeit gefunden (TSCHUMI 1949: 202).

Sorex araneus und *S. gemellus* sind sogenannte Geschwisterarten (sibling species; vgl. MAYR 1963). Das Vorhandensein eines gleichen Geschlechtschromosomenkomplexes zeigt, dass sie nahe miteinander verwandt sind.

Hat die Trennung der zwei Arten erst nach oder schon vor dem Einwandern in Europa stattgefunden ? Aufsplitterung einer europäischen Population in eine

westliche und eine östliche Art während der letzten Eiszeit ist für mehrere Tiergruppen nachgewiesen (TOEPFER 1963: 35). In unserem Fall wäre *S. gemellus* die westliche, *S. araneus* die östliche Art (MEYLAN 1965: 643). Gegen diese Auffassung spricht, dass im äussersten Westen (England) *S. araneus* vorkommt. Ich möchte eine andere Interpretation zeigen, die mir besser scheint: die Trennung hat schon vor dem Quartär stattgefunden, und die zwei Arten sind zu verschiedenen Zeiten eingewandert. Damit ist die heutige Nachbarschaft der zwei Arten in den Kontaktzonen eine sekundäre Erscheinung.

Auf den ersten Blick scheint es eindeutig, dass *S. araneus* zuerst eingewandert und bis nach England vorgestossen ist, bevor der Ärmelkanal zu einer Trennung vom Festland führte. Nichts spricht aber gegen die Annahme, dass zuerst *S. gemellus* erschien, aber unter dem Druck der nachfolgenden *S. araneus* an vielen Orten ausstarb (völlig z.B. in England) und sich nur an wenigen Stellen noch halten kann (z.B. auf einigen Inseln des Ärmelkanals). Eine solche Entwicklung wird von MATTHEWS (1963: 148 f.) angenommen für zwei Unterarten der Rötelmaus; *Clethrionomys glareolus nageri* gilt als älter und weniger kräftig als *C. g. glareolus* (resp. deren englische Form *C. g. britannicus*). „So completely did *C. g. britannicus* replace the *nageri* group in Britain that the representatives of the latter are now found only on a few islands that were cut off from the mainland before the arrival of the former."

10. ZUSAMMENFASSUNG

Von *Sorex araneus* L. wurden bisher zwei Chromosomenrassen A und B unterschieden. Da in Skandinavien, Grossbritannien und Osteuropa nur B gefunden wird (MEYLAN 1965), war es vermutlich ein Tier dieser Rasse, das LINNÉ 1758 als *Sorex araneus* beschrieb. In der vorliegenden Arbeit wird die Rasse A als neue Art *Sorex gemellus* sp. n. beschrieben, und zwar aus folgenden Gründen:

1. Abgesehen von den Geschlechtschromosomen, die bei beiden Formen vom Typus X X — ♀, X Y_1 Y_2 — ♂ sind, bestehen grundlegende Unterschiede im Karyotyp von *S. araneus* und *S. gemellus*. Diese Unterschiede sind konstant und erlauben eine eindeutige Zuordnung;
2. In zwei Seitentälern des Rhonetales (Westschweiz), wo sich die Verbreitungsgebiete von *S. araneus* und *S. gemellus* überschneiden (Durchmesser von Überschneidungszone I: 1500 m, von Überschneidungszone II: ca. 400 m), wurden 24 *S. gemellus* und 21 *S. araneus* in unmittelbarer Nachbarschaft gefangen. Bastarde wären an ihrem Karyotyp leicht erkennbar; es wurden aber keine gefunden. Auch wenn Bastarde fünfmal weniger häufig sind, als man nach Hardy-Weinberg erwartet (11% statt 50%), beträgt die Wahrschein-

lichkeit nur 1 %, dass durch Zufall keine Bastarde gefunden wurden. Die zwei Formen sind also voneinander reproduktiv isoliert. Wegen der grossen Karyotyp-Unterschiede wären Bastarde zudem kaum fertil;

3. Zwischen Zone I und II besteht kein Unterschied in der Schädellänge für beide Arten. Die Schädellänge von *S. gemellus* (19,63 ± 0,07 mm; $n = 24$) ist statistisch gut gesichert kleiner als diejenige von *S. araneus* (19,98 ± 0,05 mm; $n = 49$). 2 km unterhalb von Zone I wurden ausschliesslich *S. gemellus* gefangen; deren Schädellänge ist noch kleiner (19,28 ± 0,11 mm; $n = 13$);

4. Von den Tieren aus Zone II wurden die Schwanzlängen verglichen.
   S. gemellus: 44,8 ± 0,4 mm; $n = 12$
   S. araneus: 47,4 ± 0,8 mm; $n = 7$.

   Der Unterschied ist gut gesichert ($p < 0.01$). Die Relativwerte ändern am Resultat nichts.

Die Unterschiede in Schädellänge und Schwanzlänge erlauben keine eindeutige Trennung der 2 Arten. Nach vorläufiger Betrachtung der Schädel erscheint es gut möglich, dass ein vollständig trennendes Komplexmerkmal gefunden werden kann. Eine ausführlichere Analyse der Schädelmasse ist in Vorbereitung.

Résumé

Deux races chromosomiques (A et B) de *Sorex araneus* L. ont jusqu'à présent été distinguées. Comme la race B seule a été trouvée en Scandinavie, Grande-Bretagne et Europe de l'Est (Meylan 1965), c'est probablement un animal de cette race que Linné a décrit en 1758 sous le nom de *Sorex araneus*. Dans le présent travail, la race A est décrite en tant qu'espèce nouvelle *Sorex gemellus* sp. n. pour les raisons suivantes:

1. A l'exception des chromosomes sexuels qui sont de type X X — ♀, X Y_1 Y_2 — ♂ chez les deux formes, il y a des différences fondamentales entre les caryotypes de *S. araneus* et *S. gemellus*. Ces différences sont constantes et permettent une classification sans équivoque.

2. Dans deux vallées transversales à la vallée du Rhône (Suisse occidentale) où *S. araneus* et *S. gemellus* cohabitent (les zones de chevauchement mesurent respectivement: zone I: 1500 m, zone II: 400 m environ de largeur), 24 *S. gemellus* et 21 *S. araneus* furent capturés à proximité immédiate. Des hybrides Même si les hybrides étaient cinq fois moins fréquents que ne le prévoit la formule Hardy-Weinberg (c'est-à-dire avec une fréquence de 11 % au lieu de 50 %), la probabilité n'est néanmoins que de l'ordre de 1 % que le manque

d'hybrides soit dû au hasard. Les deux formes sont donc isolées génétiquement. D'ailleurs les grandes différences de caryotype rendent douteuse la fertilité des hybrides;

3. Il n'y a pas de différence pour la zone I et la zone II entre la longueur du crâne des deux espèces. La longueur du crâne de *S. gemellus* (19,63 ± 0,07 mm; $n = 24$) est inférieure à celle de *S. araneus* (19,98 ± 0,05 mm; $n = 49$) et la différence est statistiquement significative. A deux kilomètres en dessous de la zone I, des *S. gemellus* seuls furent capturés dont la longueur du crâne était encore plus petite (19,28 ± 0,11 mm; $n = 13$);

4. Les longueurs des queues des animaux de la zone II furent comparées.

   S. gemellus: 44,8 ± 0,4 mm; $n = 12$
   S. araneus: 47,4 ± 0,8 mm; $n = 7$.

   La différence est significative ($p < 0,01$). Les valeurs relatives ne changent rien au résultat.

Les différences des longueurs de crâne et de queue ne permettent pas une distinction sans équivoque entre les deux espèces. L'examen préliminaire des crânes suggère la possibilité qu'un complexe de caractéristiques pourrait permettre une différentiation définitive. Une analyse plus détaillée des mesures crâniennes est en préparation.

Summary

Two chromosome races (A and B) of *Sorex araneus* L. have been differentiated to date. Since only B is found in Scandinavia, Great Britain and eastern Europe (Meylan 1965), it is probably an animal of this race that Linnaeus described in 1758 as *Sorex araneus*. In the present work race A is described as a new species *Sorex gemellus* sp. n., for the following reasons:

1. With the exception of the sex chromosomes which are type X X — ♀, X Y_1 Y_2 — ♂ in both groups, there are basic differences in the karyotype of *S. araneus* and *S. gemellus*. These differences are constant and permit unequivocal classification;

2. In two side valleys of the Rhone Valley (western Switzerland), where the habitats of *S. araneus* and *S. gemellus* overlap (diameters of the overlapping areas are: zone I: 1500 m, zone II: about 400 m), 24 *S. gemellus* and 21 *S. araneus* were caught in immediate proximity. Hybrids would be easily recognizable by their karyotype, but non were caught. Even if hybrids were five times less frequent than expected according to the Hardy-Weinberg formula (11% instead of 50%), the probability is only 1% that it was by chance that no

hybrids were found. The two groups thus are reproductively isolated. Moreover, the large karyotype differences make the fertility of hybrids most unlikely;

3. No difference between zone I and II exists in skull length for both species. The skull length of *S. gemellus* (19.63 ± 0.07 mm; $n = 24$) is less than that of *S. araneus* (19.98 ± 0.05 mm; $n = 49$), and the difference is statistically significant. Two km below zone I *S. gemellus* were caught exclusively, whose skull length is even less (19.28 ± 0.11 mm; $n = 13$);
4. Tail lengths of animals from zone II were compared.

   S. gemellus: 44.8 ± 0.4 mm; $n = 12$
   S. araneus: 47.4 ± 0.8 mm; $n = 7$.

   The difference is statistically significant ($p < 0.01$). The relative values do not change the result.

The differences in length of skull and tail do not permit unequivocal differentiation of the two species. Preliminary examination of the skulls suggests the possibility that a completely differentiating complex characteristic can be found. A more detailed analysis of the skull measurements is in preparation.

LITERATURANGABEN

BOROWSKI S. und A. DEHNEL. 1952. *Angaben zur Biologie der Soricidae* (polnisch mit deutscher Zusammenfassung). Ann. Univ. M.C.S. Sect. C 7: 305-448.

BOVEY R. 1949. *Les Chromosomes des Chiroptères et des Insectivores.* Rev. suisse Zool. 56: 371-460.

FORD C. E., J. L. HAMERTON and G. B. SHARMAN. 1957. *Chromosome polymorphism in the common shrew.* Nat. 180: 392-393.

JÁNOSSY, D. 1961. *Die Entwicklung der Kleinsäugerfauna Europas im Pleistozän (Insectivora, Rodentia, Lagomorpha).* Z. Säugetierk. 26: 40-50.

LEHMANN, E. VON. 1963. *Die Säugetiere des Fürstentums Liechtenstein.* Jahrb. Histor. Verein Fürst. Liecht. 62: 159-362.

LINNAEUS, C. 1758. *Systema naturae* I, 10. Ausg. L. Salvii, Holmiae.

MAKINO, S. and J. NISHIMURA. 1952. *Water pretreatment squash technic. A new simple practical method for chromosome study of animals.* Stain. Tech. 27: 1-7.

MATTHEWS, L. H. 1963. *British mammals.* Collins, London.

MATTHEY, R. 1953. *Les chromosomes des Muridae.* Rev. suisse Zool. 60: 225-283.

— 1959. *Formules chromosomiques de „Muridae" et de „Spalacidae". La question du polymorphisme chromosomique chez les mammifères.* Rev. suisse Zool. 66: 175-209.

— 1963. *Cytologie comparée et polymorphisme chromosomique chez des Mus africains appartenant aux groupes bufo-triton et minutoïdes.* Cytogenetics 2: 290-322.

— et A. MEYLAN. 1961. *Le polymorphisme chromosomique de* Sorex araneus L. *Etude de deux portées de 5 et 9 petits.* Rev. suisse Zool. 67: 223-227.

MAYR, E. 1963. *Animal species and evolution.* Harvard Univ. Press, Cambridge (Mass.).

MEYLAN, A. 1960. *Contribution à l'étude du polymorphisme chromosomique chez Sorex araneus* L. Rev. suisse Zool. 67: 258-261.

— 1964. *Le polymorphisme chromosomique de Sorex araneus* L. Rev. suisse Zool. 71: 903-983.

— 1965. *Répartition géographique des races chromosomiques de Sorex araneus L. en Europe (Mamm.-Insectivora).* Rev. suisse Zool. 72: 636-646.

MILLER, G. S. 1912. *Catalogue of the mammals of Western Europe.* British Museum, London.

PUCEK, Z. 1955. *Untersuchungen über die Veränderlichkeit des Schädels im Lebenszyklus von Sorex aran. aran. L.* Ann. Univ. M.C.S. Sect. C 9: 163-211.

SCHUBARTH, H. 1958. *Zur Variabilität von Sorex aran. aran. L.* Acta theriol. 2: 175-202.

SHARMAN, G. B. 1956. *Chromosomes of the common shrew.* Nat. 177: 941-942.

TOEPFER, V. 1963. *Tierwelt des Eiszeitalters.* Geest und Portig, Leipzig.

TSCHUMI, O. 1949. *Urgeschichte der Schweiz I.* Huber, Frauenfeld.

VAN DER WAERDEN, B. L. und E. NIEVERGELT. 1956. *Tafeln zum Vergleich zweier Stichproben mittels X-Test und Zeichentest.* Springer.

WHITE, M. J. D. 1959. *Speciation in animals.* Austral. J. Sci. 22: 32-39.

— 1963. *The chromosomes.* Methuen, London.

— 1964. *Principles of karyotype evolution in animals.* Genetics Today (Proc. XI Int. Congr. Gen. The Hague 1963): 391-397.

YOSIDA, T. H. et al. 1965. *Chromosomal polymorphism in Rattus rattus L. collected in Kusudomari and Misima.* Chromosoma (Berl.) 16: 70-78.

Zoologisches Museum der Universität
Künstlergasse 16
CH-8006 Zürich, Switzerland.

Tome 75, nº 5 — Mars 1968

Genetische Uebertragung von Strahlungseffekten an den mütterlichen Ovarien auf die Filialgenerationen

von

E. RÉVÉSZ

Anatomisches Institut, Bern [1])

Mit 11 Abbildungen und 5 Tabellen

„Generation after generation, for centuries to come, will witness the birth of an ever increasing number of children with mental and physical defects."

Albert SCHWEIZER *

Die ersten Versuche, Strahlungseffekte an Keimzellen auszulösen, gehen bereits auf die Jahrhundertwende zurück. Acht Jahre nach RÖNTGEN'S Entdeckung (1895) erkannte ALBERS-SCHÖNBERG (1903) die sterilisierende Wirkung von Röntgenstrahlen. Im Jahr 1904 hatten BERGONIE et TRIBONDAU den ersten Bericht über die Strahlenwirkung auf (Nager-) Gonaden veröffentlicht. Die bald folgenden Arbeiten von HERTWIG (1911) und besonders die Entdeckung der strahleninduzierten Mutationen durch MÜLLER (1927) stimulierten die Strahlengenetik ganz wesentlich.

Seither und besonders während der beiden letzten Jahrzehnte (Atombombe) sind die Probleme der strahlenbedingten genetischen Genschädigungen zum Zentrum praktischen Interesses geworden. Zahlreiche Untersuchungen und ihre Ergebnisse dokumentieren eindeutig die Aktualität und das Gewicht der damit verbundenen Frage. In diesem Zusammenhang seien u.a. nur die Namen von BRENT, FRITZ-NIGGLI, HARVEY, LANGENDORFF, LAWRENCE, MACHT MANDL, MARQUARDT, NEEL, RUGH, RUSSEL, SCHULL und sofort erwähnt, deren Beiträge unsere Kenntnisse über die genetischen Strahlenschäden erheblich erweiterten.

[1]) Herrn Prof. Dr. med. F. Strauss zum 60. Geburtstag gewidmet.

* *An obligation to tomorrow.* Saturday Review, 1958, 24. May, p. 22.

Mit meinen Untersuchungen hoffe ich einigen Fragen näher zu kommen, welche in der bisher vorhandenen Literatur kaum erörtert wurden. So gilt das Interesse vor allem der Placenta: 1. wie weit ist ein strahlenbedingter, placentarer Defekt bei den indirekten (über den mütterlichen Gensatz bzw. das materne Ovarium) und bei der direkt (während der Trächtigkeit) bestrahlten Tieren vorhanden? 2. wie weit sind diese möglichen Störungen bei der Auslösung kindlicher Missbildungen mitbeteiligt? Auf eine eventuelle Placentarschädigung im Zusammenhang mit fetalen Strahlenschäden, besonders beim Entwicklungsrückstand, haben KNOPP und TRAUTMANN (1959) aufmerksam gemacht.

GLASSER (1964) führt die erhöhte pränatale Mortalität bei bestrahlten Tieren auf funktionelle Placentarstörungen zurück. Vorgängig der Auswertung der möglichen placentaren Veränderungen wurde der Effekt einer einmaligen lokalen Röntgenbestrahlung der Ovarien der P-Generation auf die Nachkommen in drei Filialgenerationen beim Goldhamster verfolgt.

Weiter wurde die Frage der additiven Potenzierung des Strahlungseffektes durch Bestrahlung der weiblichen Gonaden bei einem Teil der 1. Filialgeneration und dessen Wirkung auf die folgenden Filialgenerationen (F_2+F_3) studiert. Damit war die Möglichkeit eines Vergleiches zwischen den genetisch übertragenen Strahlenschäden auf die Filialgenerationen einerseits und der strahlenbedingten Fruchtschädigung während der Trächtigkeit andererseits gegeben.

Die Experimente wurden aus technischen Gründen in mehreren Etappen durchgeführt; zur Zeit ist erst die makroskopische Auswertung abgeschlossen. Die mikroskopischen Untersuchungen sind noch im Gang und werden später mitgeteilt.

MATERIAL UND METHODE

Als Versuchstiere dienten Goldhamster *(Mesocricetus auratus* Waterhouse). Abgesehen von den langjährigen Erfahrungen von STRAUSS (1956, 1957) eignen sie sich wegen ihres leicht kontrollierbaren, auffallend regelmässigen Zyklus, sowie ihrer kurzen Tragzeit (16 Tage) besonders zu embryologischen Experimenten. Auch die bei ihnen früh (mit 8—10 Wochen) eintretende Geschlechtsreife und die Möglichkeit zu 4—5 jährlichen Trächtigkeiten (WARD 1946, 1948) machen sie zu diesem Zweck hervorragend geeignet. Die durchschnittliche Wurfgrösse beträgt 7—8 Junge pro Wurf (MARSH 1948, HINDLE and MAGALHAES 1957).

Die zur ersten Bestrahlung ausgelesenen Muttertiere (P-Generation) wurden vor Versuchsbeginn während eines Monats auf die Regelmässigkeit ihres viertägigen Zyklus hin kontrolliert. Die percutane Bestrahlung geschah von dorsal in Narkose mit „Numal-Roche“ (10 mg/100 g Körpergewicht i.p.); dabei war mit Ausnahme der Gonaden-Region, die durch einen 1 cm breiten Schlitz für die

Strahlen zugänglich blieb, der übrige Körper, um eine Gesamtkörper-Bestrahlung zu vermeiden, durch eine 6 mm dicke Bleiplatte abgedeckt. Als Strahlenquelle diente ein Siemens-Röntgenapparat.

Die Strahlungsbedingungen waren: 220 kV, 15 mA, 1,5 Cu Filter, Fokus-Tierabstand 50 cm, Dosis 45 r/min. Nach der Bestrahlung wurden die allmorgendlichen Zykluskontrollen weitergeführt und die Tiere erst nach 3—4 regelmässigen Zyklen, entsprechend den Zeitangaben von STRAUSS (1956) und WARD, gepaart. Die Experimente wurden in zwei Serien mit entsprechenden Kontrollversuchen durchgeführt. In der ersten Reihe wurde mit einer Dosis von 100 r bzw. 200 r die Wirkung einer einmaligen lokalen Ovarienbestrahlung auf die Nachkommen in den ersten 3 Filialgenerationen von 10 geschlechtsreifen Weibchen verfolgt.

Eine zweite Gonadenbestrahlung wurde bei 7 geschlechtsreifen Weibchen der F_1-Generation mit einer Dosis von je 300 r vorgenommen und ihr Effekt durch die zwei anschliessenden Filialgenerationen (F_2-F_3) hindurch kontrolliert (Tab.3+4). Jedes Versuchs- und Kontrolltier der P-, F_1-, F_2- und F_3-Generation wurde zweimal trächtig. Zwischen Bestrahlung und erster Paarung liegt eine Zeitspanne von ca. 2—4 Wochen, während zwischen Bestrahlung und zweitem Deckakt etwa 6—8 Wochen verstrichen. Die erste Trächtigkeit wurde ausgetragen, während die zweite Schwangerschaft zur genauen Kontrolle der Früchte, bzw. zur Gewinnung der Placenta, zwischen dem 12. und 15. Tag vorzeitig beendet wurde.

Es ist allgemein bekannt, dass bei Laboratoriums-Nagern die missbildeten oder nicht lebensfähigen Neugeborenen sowie die Placenta während oder unmittelbar nach der Geburt vom Muttertier gefressen werden. Erfahrungsgemäss ist die Gefahr des Kannibalismus in den ersten vier Tagen am grössten. Werden die Muttertiere während dieser Zeit durch äussere Massnahmen gestört oder beunruhigt, können sie auch die gesunden Jungtiere annagen oder auffressen. Deshalb liess sich die Zahl der tatsächlich geborenen Jungen nicht einmal unmittelbar post partum mit Sicherheit feststellen. Kurz nach der Geburt konnten deshalb nur die zu dieser Zeit noch überlebenden Tiere und die eventuell vorhandenen toten Kinder, sowie die missbildeten Früchte eruiert werden. Um Störungen zu vermeiden, wurde das Geschlecht erst nach dem 4. Tag bestimmt. Die in dieser Zeit aufgefressenen Tiere sind unter „Geschlecht unbekannt" aufgeführt.

ERGEBNISSE IN DER F_1 GENERATION

Von den 10 primär bestrahlten Muttertieren der P-Generation (5 Tiere mit einer Dosis von 100 r und 5 mit 200 r bestrahlt), die mit unbestrahlten Männchen gepaart wurden, erhielten wir in der ersten Filialgeneration (F_1) beim ersten Wurf 83 Nachkommen mit einer Geschlechtsverteilung von 31 Weibchen zu 37 Männchen. Bei 15 Tieren konnte das Geschlecht aus dem eben erwähnten Grund nicht

erkannt werden. Bei der zweiten Trächtigkeit, die kurz vor dem regulären Geburtstermin beendet wurde, fanden sich 44 (26 weibliche und 18 männliche) Früchte. Die Zahl der Resorptionen betrug 12 (Tab. 1).

Unter Resorption verstehe ich mit KRIEGEL, LANGENDORFF und SHIBATA (1962) „mehr oder weniger kugelige Gebilde, die äusserlich keine oder nur geringe Differenzierungsmerkmale aufwiesen und in einem erweiterten Sinn als Missbildungen zu werten sind".

Der erste Wurf umfasste, neben den augenscheinlich normal geformten Früchten, folgende makroskopisch erkennbaren Entwicklungsstörungen: ein kleinwüchsiges und ein zusätzlich mit Mikrokephalie behaftetes zwergwüchsiges Tier; beide waren sehr wahrscheinlich totgeboren; ein zwergwüchsiges Neugeborenes starb am 2. Tag. In der zweiten, vorzeitig beendeten Gravidität fanden sich 6 kleinwüchsige Tiere sowie 1 Zwergwuchs mit Syndaktilie und Schwanzanomalie (Abb. 1).

Unter *Zwerg-* bzw. *Kleinwuchs* verstehe ich richtig proportionierte, aber die Durchschnittslänge der Neugeborenen nicht erreichende Tiere. Entsprechend überschreitet der *Riesenwuchs* die durchschnittliche Länge des neugeborenen Tieres. Die Durchschnittslänge des neugeborenen Goldhamsters beträgt 2—3 cm, so dass Tiere unter 2 cm als kleinwüchsig, solche unter 1,5 cm als zwergwüchsig zu bezeichnen wären. Neugeborenenmasse über 3 cm sind als Riesenwuchs zu beurteilen. Insgesamt umfasst somit die F_1-Generation 127 Nachkommen, von denen 10 Feten bzw. Neugeborene (5 ♀, 5 ♂) Entwicklungsstörungen aufwiesen.

Von den bestrahlten Muttertieren gingen 4 an möglichen Folgen der Bestrahlung (Ascites, Enteritis, Haemorrhagie, Kachexie) ein. Bei einem mit 200 r bestrahlten Tier stellte sich nach dem ersten Wurf eine mit Fettsucht verbundene Verlängerung des viertätigen Zyklus ein, welche in Sterilität überging.

In der entsprechenden Kontrollreihe warfen 10 Muttertiere (P-Generation) am Ende der ersten Trächtigkeit in der F_1-Generation 82 Nachkommen (41 ♀ und 38 ♂), wobei dreimal das Geschlecht nicht festgestellt werden konnte. Nach dem ersten Wurf gingen von 3 Muttertieren 1 wegen Enteritis und 2 an Traumen ein. In der zweiten Trächtigkeitsphase wurden 7 Weibchen 40 Feten entnommen (25 ♀ und 15 ♂). Resorptionen zählte ich 5 und 4 Feten waren kleinwüchsig.

Die vorliegenden Ergebnisse lassen bei vorsichtiger Auswertung zwischen bestrahlten Versuchs- und unbestrahlten Kontrolltieren keine signifikanten Unterschiede der Wurfgrösse im Vergleich zu dem auf Seite 78 genannten Durchschnittswert erkennen. Die Zahlen des ersten Wurfes sind nur relativ verwertbar, weil trotz der postpartalen Kontrolle mit einer Fehlerquelle (Kannibalismus) zu rechnen ist. Beim zweiten Wurf ist immerhin ein leichtes Absinken bei den mit einer Dosis von 200 r bestrahlten Tieren zu beobachten (Tab. 1). Die Zahl der Experimente reicht jedoch nicht aus, um aus der Differenz schlüssige Folgerungen zu ziehen. Die Zahl der erfassten Missbildungen ist dagegen deutlich angestiegen

	Gruppen	I. Wurf: Nachkommen (100%)	normale Neugeborene	Entwicklungsstörungen	Totgeburten	Wurfgrösse	II. Wurf: Implantationen (100%)	normale Feten	Entwicklungsstörungen	Wurfgrösse	Absterberate: abgest. Feten	Resorptionen
F_1	Kontrolle	82	82 (100,0%)	---	---	10,2	45	36 (80,0%)	4 (8,9%)	10,0	---	5 (11,1%)
	I. 100 r	50	47 (94,0%)	---	3 (6,0%)	10,0	46	30 (65,0%)	6 (13,0%)	9,0	1 (2,2%)	9 (20,0%)
	II. 200 r	33	33 (100,0%)	---	---	11,0	10	6 (60,0%)	---	7,0	1 (10,0%)	3 (30,0%)
F_2	Kontrolle	72	70 (97,2%)	1 (1,4%)	1 (1,4%)	8,0	42	37 (88,1%)	1 (2,4%)	9,5	---	4 (9,5%)
	I. 300 r	37	35 (94,5%)	---	2 (5,4%)	5,2	32	12 (37,5%)	10 (31,2%)	8,0	2 (6,2%)	8 (25,0%)
	II. ♀♂	41	36 (87,5%)	---	5 (12,2%)	6,8	46	38 (82,4%)	1 (2,2%)	7,8	---	7 (15,2%)
	III. ♀♂	44	41 (93,1%)	2 (4,5%)	1 (2,3%)	7,2	55	33 (60,6%)	14 (25,3%)	8,1	2 (3,6%)	6 (11,0%)
F_3	Kontrolle	67	67 (100,0%)	---	---	6,7	107	96 (89,7%)	4 (3,7%)	9,1	1 (0,9%)	6 (5,6%)
	I. ♀♂	63	48 (76,0%)	5 (16,0%)	10 (8,0%)	7,0	98	52 (53,0%)	20 (20,4%)	7,9	7 (7,1%)	19 (19,4%)
	II. ♀♂	33	32 (96,9%)	1 (3,0%)	---	8,1	60	47 (78,1%)	7 (12,0%)	9,2	2 (3,3%)	4 (6,6%)

TAB. 1

Tabellarische Ubersicht über die an den beiden Würfen der Filialgeneration getroffenen, wesentlichen Feststellungen

6

Im Gegensatz zu den in der Kontrollreihe aufgefundenen 4 kleinwüchsigen Tieren fanden sich unter den Nachkommen der bestrahlten Objekte quantitativ vermehrt schwere Anomalien wie Mikrokephalie, Syndaktilie, Schwanzanomalie und Zwergwuchs.

BEFUNDE AN DER F_2-GENERATION

Die 22 F_1-Tiere, von welchen 15 unbestrahlt blieben und 7 je eine Ovarienbestrahlung von 300 r verabreicht wurde, ergaben im ersten Wurf der F_2-Generation 122 Nachkommen. Ihre Geschlechtsverteilung war 58 ♀ und 51 ♂ Neugeborene; das Geschlecht von 13 Früchten konnte nicht bestimmt werden.

In der zweiten Trächtigkeitsperiode wurden zwischen dem 12. und 15. Tag total 112 Feten (37 weibliche und 23 männliche) entnommen. Bei 52 Früchten war wegen noch ungenügender Entwicklung eine makroskopische Geschlechtsbestimmung nicht möglich. Insgesamt wurden 21 Resorptionen gezählt.

Abb. 1

F_1-Generation. Zwei 15 Tage alte Feten: *links* Zwergwuchs mit Placenta, Schwanzanomalie und leichter Syndaktilie, *rechts* Kleinwuchs mit Augendefekt. Das Muttertier wurde mit 100 r bestrahlt (Vergr.: 1,5 fach).

Abb. 2

F_2-Generation. *Links* zwei 15 Tage alte, kleinwüchsige Tiere, *rechts* gleichaltriges Kontrolltier. Muttertier unbestrahlt, Grossmutter mit 100 r bestrahlt (Vergr.: 1,5 fach)

Abb. 3

F_2-Generation. Zwei 15 Tage alte, zwergwüchsige Tiere; *links* mit Spina bifida, *rechts* makroskopisch normal aussehendes Tier. Muttertier mit 300 r, Grossmutter mit 100 r bestrahlt (Vergr.: 3,5 fach)

Abb. 4

F_2-Generation. Drei 15 Tage alte, grosswüchsige Feten. *Links* Hydrocephalus mit Kyphose, in der *Mitte* stark œdematöse Frucht, *rechts* Normaltier. Muttertier mit 300 r, Grossmutter mit 200 r bestrahlt (Vergr.: 1,5 fach)

Abb. 5

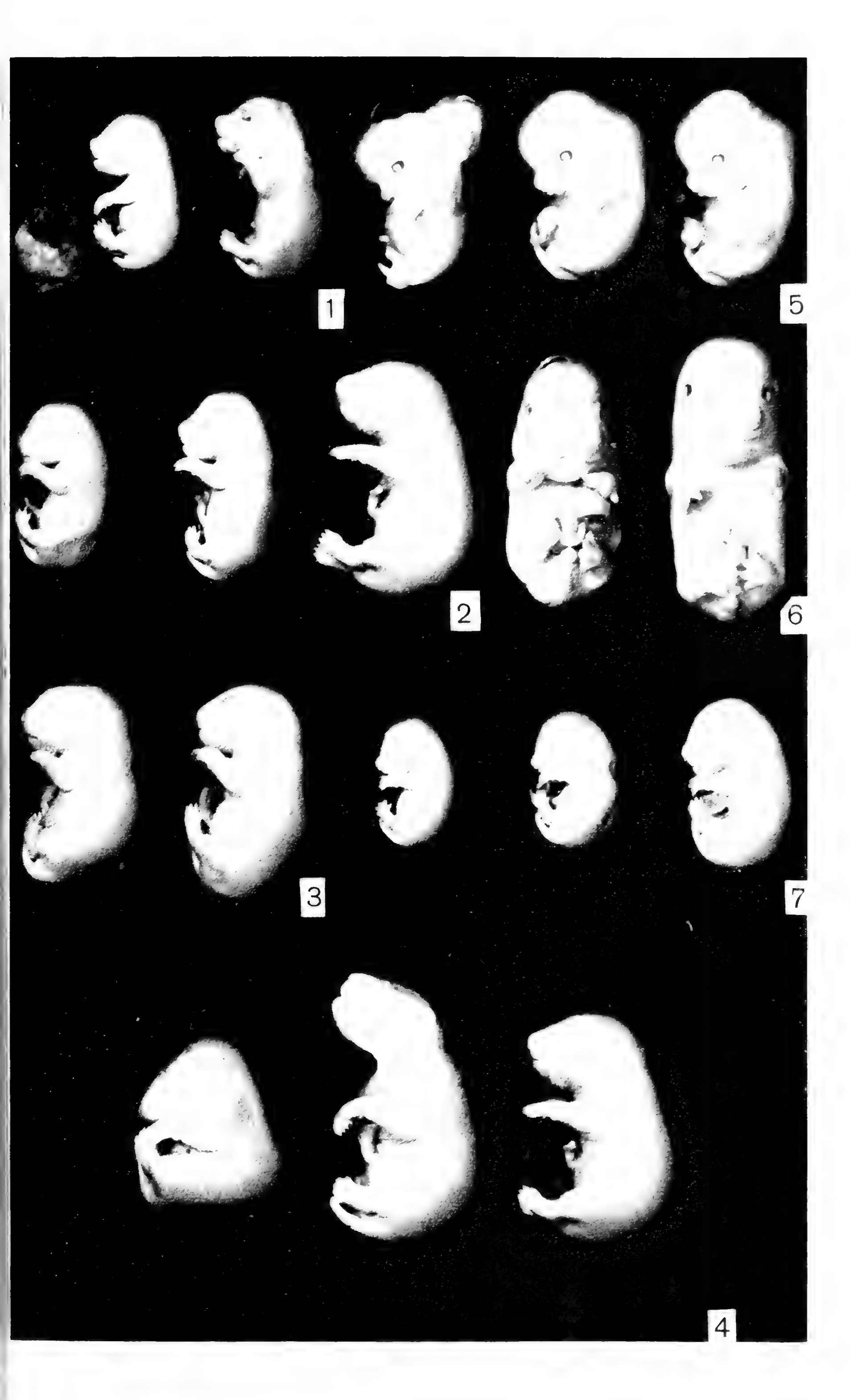
F_2-Generation. 11. Schwangerschaftstag.
Links Exenkephalie, *Mitte* und *rechts* normale Geschwister.
Muttertier unbestrahlt, Grossmutter mit 100 r bestrahlt (Vergr.: 3,5 fach)

Abb. 6

F_2-Generation. 12 Tage alte Feten. *Links* im Wachstum zurückgebliebenes Tier mit Abdominalhernie, *rechts* normales Geschwistertier. Muttertier unbestrahlt, Grossmutter mit 100 r bestrahl (Vergr.: 3,5 fach)

Abb. 7

F_2-Generation. 14. Schwangerschaftstag. Die beiden *linken* Tiere sind in ihrer Entwicklung wei zurückgeblieben, während der *rechte* Fetus normal entwickelt erscheint. Muttertier unbestrahlt Grossmutter mit 100 r bestrahlt (Vergr.: 1,5 fach)


1
5
2
6
3
7
4

Unter den 122 Jungen des ersten Wurfes fanden sich neben 4 Totgeburten ohne erkennbare äussere Missbildungen je zweimal ebenfalls totgeborene Riesen- und Zwergwüchse, von diesen einer mit Mikrokephalie. Ein zwergwüchsiges und 2 kleinwüchsige Tiere zeigten später Behaarungsdefekte und starben Ende der zweiten Woche.

Unter den Nachkommen der zweiten Trächtigkeitsperiode beobachtete ich folgende Entwicklungsstörungen: viermal Zwerg-, zwölfmal Klein- und neunmal Riesenwuchs. Daneben kamen noch vor: 1 Exenkephalie, 1 Mikrokephalie, 2 Spinae bifidae, 1 Abdominalhernie und 1 allgemeines Körperoedem. Sechs weitere Tiere zeigten Skelettstörungen wie Syndaktilie, Kyphose und Schwanzanomalie (Abb. 2—7).

So verzeichneten wir in der F_2-Generation insgesamt 234 Nachkommen, von denen 39 die eben erwähnten Entwicklungsstörungen zeigten. Die starke Zunahme der Missbildungsrate und die reduzierte Nachkommenzahl sind darauf zurückzuführen, dass die Mütter in der F_2-Generation 1. zum Teil (15) mit Männchen gepaart wurden, die selbst von bestrahlten Müttern abstammen, und 2. 7 Mütter eine einmalige zusätzliche Gonadendosis von 300 r erhielten (Tab. 3+4).

Bei den bestrahlten Muttertieren aus der F_2-Generation traten in vier Fällen Zyklusstörungen und Spätsterilität auf (dauerndes Ausbleiben des Zyklus nach der ersten Geburt). Ferner liess sich zweimal je eine kurzfristige (ein- bis zweitägige) Verlängerung der normalerweise 16-tägigen Trächtigkeitsdauer beobachten.

Bei der Gruppe, in welcher die Mütter (aus F_2) selbst unbestrahlt waren, aber von bestrahlten Muttertieren (F_1) abstammten, fanden wir einmal eine Zyklusstörung (Verlängerung und Unregelmässigkeit des viertägigen Zyklus), sowie Fehlen des Wiedereinsetzen des Zyklus nach der Geburt.

Abb. 8

F_3-Generation. Vier 15 Tage alte Feten: *a)* Zwergwuchs mit Mikro- und Exenkephalie, Augendefekt, Hasenscharte und Stellungsanomalie der Extremitäten, *b)* Wachstumsstörung mit Hasenscharte, *c)* Hasenscharte, Eventeratio und Schwanzanomalie, *d)* makroskopisch normal aussehendes Tier. Mutter und Grossmutter unbestrahlt, Urgrossmutter mit 200 r bestrahlt (Vergr.: 1,5 fach, bzw. 3,5 fach)

Abb. 9

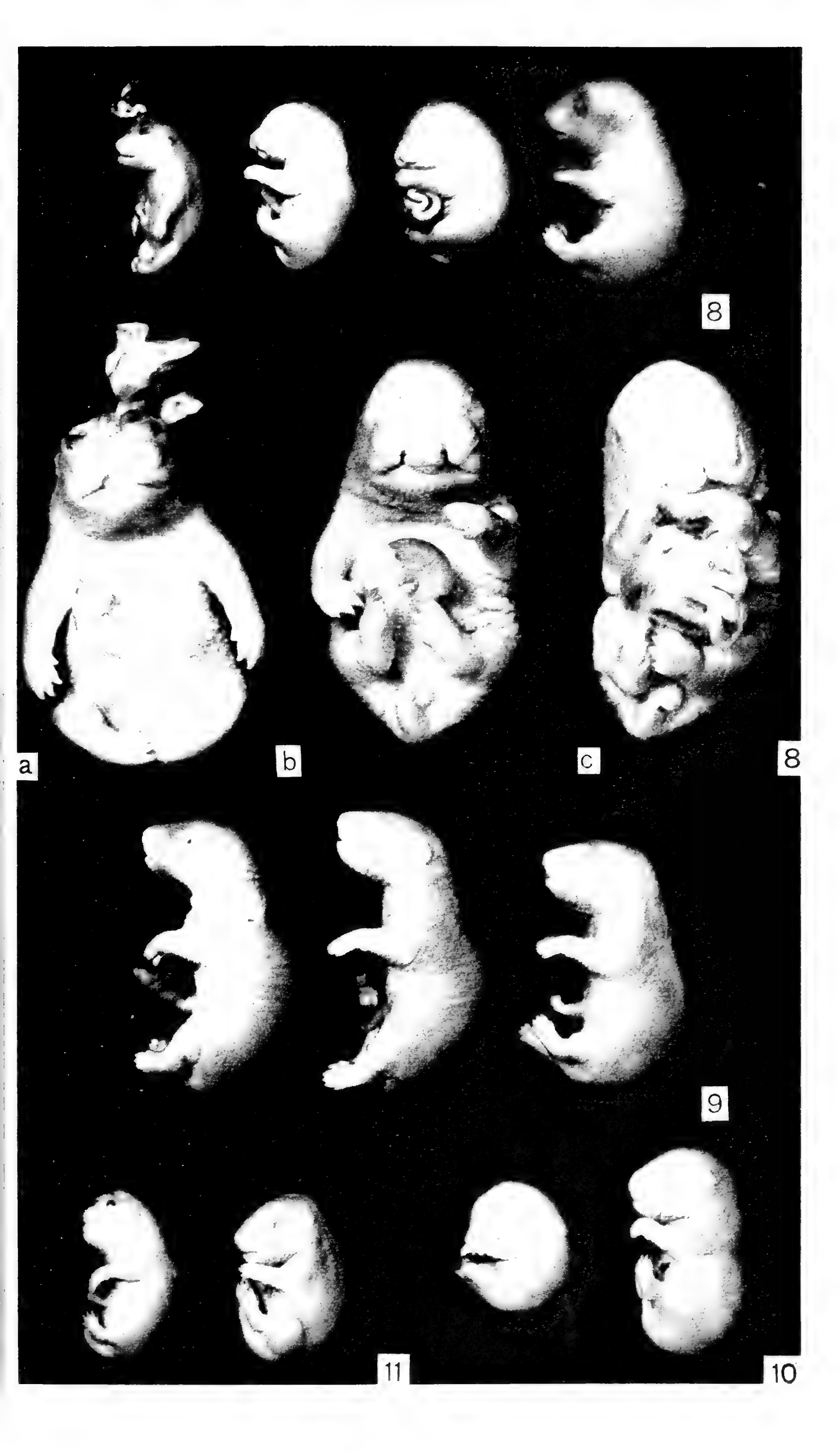
F_3-Generation. Riesenwuchs vom 15. Trächtigkeitstag. Mutter und Grossmutter unbestrahlt, Urgrossmutter mit 100 r bestrahlt (Vergr.: 1,5 fach)

Abb. 10

F_3-Generation. Zwei 15 Tage alte Feten: *links* Zwergwuchs mit Syndaktilie und Kyphose, *rechts* Normaltier. Mutter unbestrahlt, Grossmutter mit 300 r und Urgrossmutter mit 100 r bestrahlt (Vergr.: 1,5 fach)

Abb. 11

F_3-Generation. Zwei 15 Tage alte Feten: *links* Cretinoid mit Mikrokephalie und Augendefekt, starkem Ödemen und fehlenden Hautpapillen, *rechts* kleinwüchsiges, aber sonst normal entwickeltes Geschwistertier. Mutter und Grossmutter unbestrahlt, Urgrossmutter mit 100 r bestrahlt (Vergr.: 1,5 fach)


8
a
b
c
8
9
11
10

Die Kontrollgruppe der F_2-Generation brachte von 10 Muttertieren beim ersten Wurf 72 Nachkommen, 30 weibliche und 22 männlichen Geschlechts. Bei 20 Neugeborenen war es aus den schon erwähnten Gründen unbestimmbar. Unter den äusserlich normal erscheinenden Neugeborenen fanden sich 1 Zwergwuchs und ein totgeborenes Tier. In der zweiten Gravidität stellten wir gegen Ende der Trächtigkeit total 42 implantierte Keime fest. Die Auswertung ergab 11 ♀ und 14 ♂ Früchte. An 13 Feten war das Geschlecht makroskopisch nicht zu bestimmen. In 4 Fällen waren die Früchte resorbiert. Die Wurfgrösse war gegenüber der Kontrollserie der F_1-Generation leicht zurückgegangen (Tab. 1). Bei einem Muttertier stellte sich nach dem Wurf eine Zyklusstörung ein.

F_3-GENERATION

Der erste Wurf der 3. Filialgeneration, die von 17 selbst nicht direkt bestrahlten Tieren abstammte, lieferte 96 Nachkommen, von denen 47 weiblichen, 33 männlichen und 16 unbekannten Geschlechts waren. In der zweiten Trächtigkeitsperiode zählten wir 135 Feten (69 ♀, 65 ♂ und 1 mit nicht feststellbarem Geschlecht). Die Zahl der resorbierten Früchte ist jedoch auf 23 gestiegen. Unter 17 Tieren des ersten Wurfes fanden sich folgende Missbildungen: 5 Totgeburten mit Hasenscharte, Wolfsrachen und Mikrokephalie. Acht Nachkommen waren ausgesprochen kleinwüchsig, 4 normal erscheinende Neugeborene zeigten später Wachstumsstörungen mit Zahn- und Haardefekten, sowie eines Lähmungen der Hinterextremitäten. Zwei Jungtiere gingen zu Beginn der 3. Lebenswoche ein.

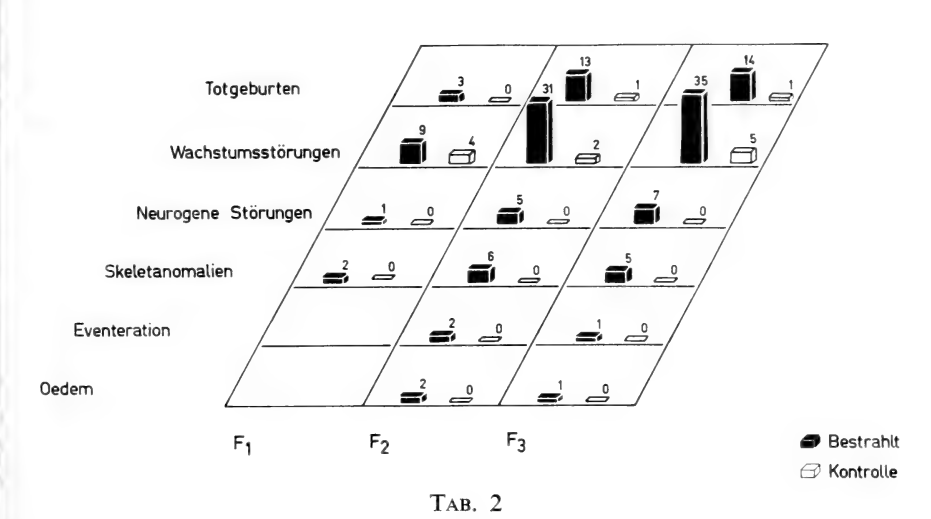
In der zweiten vorzeitig beendeten Schwangerschaft wurden unter 36 Früchten (25 ♀ und 11 ♂) folgende isolierte Entwicklungsstörungen verzeichnet: 2 Zwerg-, 24 Klein- und 3 Riesenwüchse, ferner 1 Exenkephalie, 2 Spinae bifidae, 1 Hernia abdominalis, 1 Kyphose, 2 Syndaktilien sowie 1 Genital- und 4 Schwanzanomalien. Ausserdem ergab die Untersuchung in 8 Fällen kombinierte Anomalien der Kopf- und Gesichtsentwicklung wie Mikrokephalie, Hasenscharte, Wolfsrachen und Augendefekt (Abb. 8—11).

Die F_3-Generation lieferte somit in der I. und II. Trächtigkeit insgesamt 231 Nachkommen, bei denen in 52 Fällen die eben aufgezählten Entwicklungsstörungen makroskopisch erkennbar waren (Tab. 1).

Bei 3 Muttertieren aus der bestrahlten Gruppe der F_3-Generation stellten sich vorgeburtliche Zyklusstörungen ein, die jedoch später wieder verschwanden, so dass parallel zur zweiten Trächtigkeit der anderen Tiere eine Trächtigkeit eintrat.

Die F_3-Generation der Kontrollserie hatte im ersten Wurf 67 Nachkommen (29 ♀, 24 ♂ und 14?). Die Kontrolle der Neugeborenen liess keine Anomalien erkennen. Vor dem Ende der zweiten Trächtigkeit fand ich 101 Keime mit 43 ♀

35 ♂ und 23 Nachkommen unbestimmten Geschlechts. Ausserdem waren noch die Früchte in 6 Fällen resorbiert. Bei der Prüfung der Feten wurden 1 Zwerg- und 4 Kleinwüchse (2 ♀ und 2 ♂, 1 ?) als Abweichungen von der Norm festgestellt. Die Muttertiere zeigten keine Unregelmässigkeiten.



TAB. 2

Häufigkeit und Verteilung der einzelnen Missbildungsgruppen

Trotz der im Verhältnis zur F_2-Generation etwa gleichgrossen Nachkommenszahl haben bei den Versuchtieren in der 3. Filialgeneration Art und Zahl der Missbildungen deutlich zugenommen (Tab. 2). Die Auswirkungen der Gonadenbestrahlung haben sich hauptsächlich in die frühe postnatale Lebensphase bei jenen Nachkommen verschoben, bei denen sich Wachstumsstörungen eingestellt haben.

AUSWERTUNG DER BEFUNDE

Im allgemeinen fanden wir bei den bestrahlten Tieren sowie bei ihren Nachkommen eine abgeschwächte Resistenz gegenüber banalen Infekten, was sich in Durchfällen und Wundinfektionen offenbarte, sowie in einigen Fällen tödlich endete. Ausserdem war noch bei den direkt (mit 200—300 r) bestrahlten Tieren und insbesondere deren Nachkommen in der F_3-Generation eine frühere Vergreisung mit Herabsetzung der Aktivität gegenüber den Kontrolltieren feststellbar. Eine Lebensverkürzung, wie dies bei anderen Versuchen beobachtet wurde, war hier nicht aufgefallen (COTTIER 1961, HUG 1958). Nach GOWEN und STADLER (1964) wird die Lebenserwartung von Mäusen nach Bestrahlung um

0,15 Tage pro r vermindert. Die Erfahrungen von FRITZ-NIGGLI (1965) sprechen für eine Verkürzung der Lebensdauer von rund 250 Tagen/100 r.

Bei der P-Generation, in welcher die weiblichen Tiere der Gruppe I mit 100 r und diejenigen der Gruppe II mit 200 r bestrahlt wurden, zeigte sich kein signifikanter Unterschied in der durchschnittlichen Wurfgrösse und im Geburtsgewicht.

Unter den Tieren der F_1-Generation wurden erwartungsgemäss keine groben Missbildungen gefunden. Allgemein wird angenommen, die Mehrzahl der vererbbaren strahlenbedingten Mutationen sei rezessiv. Sie bleiben in der 1. Generation durch das dominante Allel verdeckt und erscheinen erst in der 3. Generation (BRESCH 1964, MESSERSCHMIDT 1960). Davon ausgenommen sind die dominanten Letal-Mutationen, die sich schon in der ersten Generation und auch in heterozygotem Zustand manifestieren. Nach LENZ (1961) soll diese Ansicht auf einem Missverständnis beruhen. Es sei richtig, dass in der ersten Generation nur ein Bruchteil des gesamten genetischen Schadens erkennbar ist, welcher sich auf viele Generationen verteilt; aber dominante Mutationen treten dabei am häufigsten in den ersten Generationen auf, ebenso die x chromosomalen rezessiven Mutanten.

Unter den vorgefundenen Anomalien dominierten die Wachstumsstörungen: bei der Gruppe I wurden 5 kleinwüchsige und 3 zwergwüchsige, totgeborene Tiere gefunden, die ausserdem noch mit Mikrokephalie, Syndaktilie oder Schwanzanomalie belastet waren. Über ähnliche Befunde berichtete schon HERTWIG (1938). Das Vorkommen von Totgeburten deutet auf eine schwere strahlenbedingte Schädigung des genetischen Materials hin (LANGENDORFF-LANGENDORFF-MELCHING 1964) und gilt wie die resorbierten Embryonen als Masstab für das Vorhandensein von Dominant-Letal-Mutationen (FRITZ-NIGGLI; WACHSMANN-UTRERAS und SCHREINER, 1963). Resorptionen sind nach KRIEGEL-LANGENDORFF und SHIBATA (1962) unterbliebene Ausdifferenzierungen von Embryonen und deshalb in erweitertem Sinne als Missbildungen zu werten (CHANG and HARVEY).

So zeigt die Gruppe I der ersten Generation eine pränatale Sterblichkeit von 21,7%, 2,17% Totgeburten und 19,5% Resorptionen (Tab. 1+2). Eine Absterberate bis zu 14% bei unbestrahlten Kontrolltieren wird von TRAUTMANN als Normalwert angegeben. LANGENDORFF (1962) eruierte bei einer Kontrollserie mit Mäusen 13% Resorptionen und 0,6% abgestorbene Feten. BIRKNER dagegen fand eine Absterberate von 30%. Die letzte Feststellung wird von CHANG and HARVEY (1964) unterstützt; sie berichten, die Zahl der degenerierten Embryonen ergebe bei Goldhamstern (gestützt auf die vorhandenen *Corpora lutea*) einen Hundertsatz von 25—30. In Gruppe II fand sich nur eine einzige kleinwüchsige Totgeburt, dagegen eine hohe Anzahl von Resorptionen. So betrug hier die intrauterine Absterberate 40% (Totgeburten 10% und Resorptionen 30%); dementsprechend stellten wir ein stärkeres Absinken der durchschnittlichen Wurfgrösse (7) im Vergleich mit Gruppe I (9) und mit der Kontrollgruppe

(10 Nachkommen pro Wurf und pro Tier) fest. Danach stimmen unsere Befunde mit der Feststellung von TRAUTMANN (1961) nicht überein; er fand, dass 200 r, einmalig und kurzzeitig als Lokalbestrahlung bei der Maus gegeben, keine Schäden in der F_1-Generation bewirken. WACHSMANN-UTRERAS und SCHREINER (1963) berichten, dass nach einer Lokalbestrahlung von Mäusen mit 200 r Exenkephalien in der F_1-Generation auftraten, die nach Ansicht der Autoren echte strahleninduzierte Mutationen darstellen. Die entsprechende Kontrollgruppe zeigt eine Absterberate von 11,1% (nur Resorptionen). Als Entwicklungsstörung wurden hier 4 gut proportionierte, kleinwüchsige Tiere gefunden.

Die hier angeführten Prozentualwerte beziehen sich bei jeder Generation nur auf den zweiten Wurf, weil wir aus den schon erwähnten Gründen (S. 79) beim ersten Wurf nicht alle neugeborenen Tiere erfassen konnten und die in Tab. 1 angegebenen Zahlen des ersten Wurfes nur eine relative Auswertbarkeit besitzen.

F_2-GENERATION

Die Tiere der F_2-Generation teilen sich nach iherer Abstammung in drei verschiedene Gruppen auf:

Gruppe I: die Mütter (F_1-Tiere) erhielten eine einmalige Gonaden-Dosis von 300 r.

Gruppe II: beide Elternteile waren belastet, da sie von bestrahlten Grossmüttern (P-Generation) abstammten.

Gruppe III: nur die Mütter waren belastet.

Die einzelnen Gruppen ergaben so folgende Werte:

Bei den Nachkommen der *Gruppe I* fanden wir entgegen unserer Erwartung nur ein leichtes Absinken der Wurfgrösse (Durchschnitt: 8 Neugeborene). Dagegen zeigte sich eine sehr hohe Missbildungsrate: 37,5%. Auch die pränatale Sterblichkeit war gleich stark erhöht: 31,2% (davon Totgeburten 6,2%, Resorptionen 25,0%) (Tab. 1). Ausserdem wurden folgende Missbildungen gefunden: Mikrokephalie, Spina bifida, Kyphose, Schwanzanomalie und Wachstumsstörungen bezw. Kleinwüchsigkeit. Einige missgebildeten Feten waren stark ödematös.

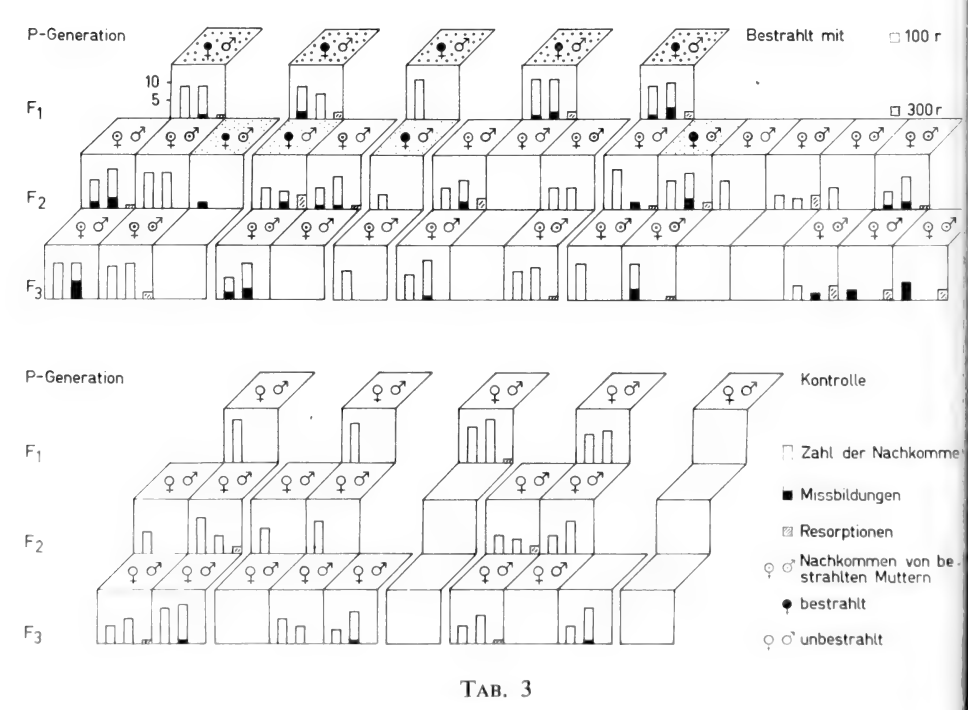
Von *Gruppe II* beim zweiten Wurf wurde in der Kategorie „Missbildung" nur ein kleinwüchsiger Fetus mit Abdominalhernie gefunden. Die Absterberate war leicht erhöht: 17,3% (Resorptionen 15,2%). Die Wurfzahl war, im Vergleich mit den anderen Gruppen, am stärksten abgesunken: 7,8 Tiere pro Wurf.

Gruppe III. Überraschenderweise fand sich hier die grösste Zahl von in ihrer Entwicklung gestörten Nachkommen (25,4%), obwohl in den anderen beiden

Gruppen, iherer Abstammung entsprechend, eine höhere Missbildungsrate erwartet wurde. Folgende Anomalien waren aufgetreten: Exenkephalie, Abdominalhernie, Spina bifida, ausserdem 4 zwergwüchsige Tiere, davon eines mit Syndaktilie und 9 kleinwüchsige gut proportionierte und makroskopisch normal aussehende Feten. Die Absterberate kletterte hier auf 14%, was nach den schon erwähnten Angaben (S. 88) innerhalb der Norm liegt. Die Wurfgrösse beträgt 8,1.

Bei der Kontrollserie der F_2-Generation war ein einziger Zwergwuchs aufgetreten. Die Absterberate beträgt 9,5% und die Wurfgrösse 9,5 Nachkommen.

Aus den geschilderten Befunden geht deutlich hervor, dass die Zahl der in ihrer Entwicklung gestörten Nachkommen in der F_2-Generation zunahm. Die Art der Missbildungen zeigt eine Tendenz zu schweren Störungen, die zum Teil



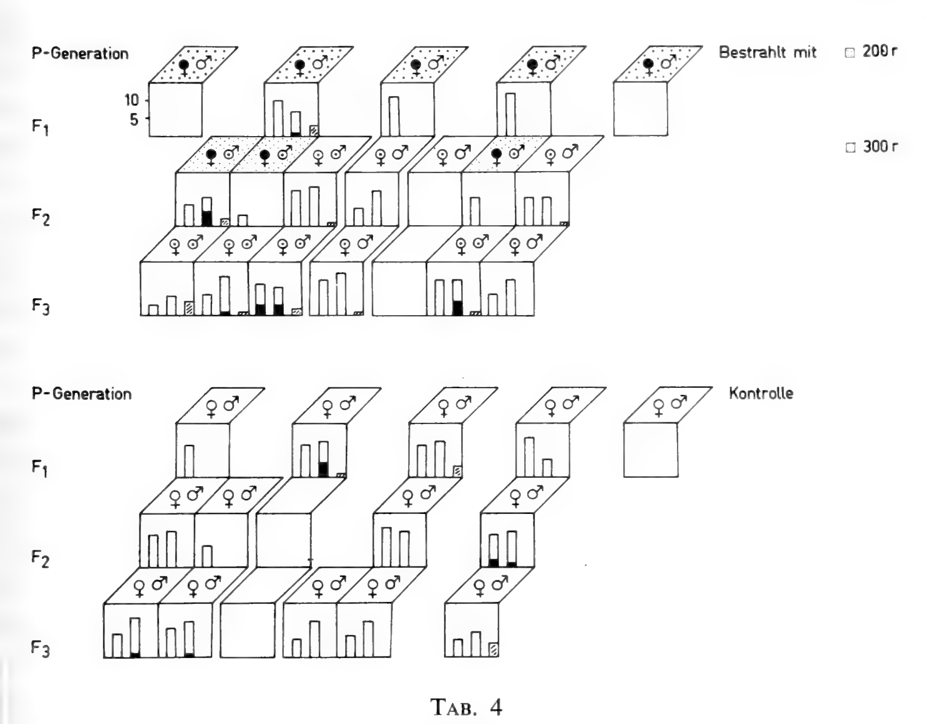
TAB. 3

Stammbaum der Versuchs- und Kontrolltiere nach Bestrahlung mit 100 bzw. 300 r

durch die Bestrahlung der Muttertiere (300 r) der Gruppe I bedingt ist. Eine Erhöhung liess sich auch in Gruppe III feststellen (29%). Auffällig gross war die Zahl der Wachstumsstörungen (18,1%), bei welchen nur wohlproportionierte Zwerg- bezw. Kleinwüchse erkennbar waren. Andere makroskopisch feststellbare

Störungen waren nicht vorhanden. Bei den Ergebnissen jener Gruppen, deren Muttertiere bestrahlt waren, sollte man bei der Beurteilung eine eventuelle Keimschädigung in Betracht ziehen.

Mit Keimschäden wird die Schädigung derjenigen männlichen oder weiblichen Geschlechtszellen bezeichnet, die in der Folgezeit zur Befruchtung kommen; der Schaden manifestiert sich dann in den aus solchen Befruchtungen hervorgehenden Individuen (TRAUTMANN 1961). Der Entscheid, welcher Schaden vorliegt,



TAB. 4

Stammbaum der Versuchs- und Kontrolltiere nach Bestrahlung mit 200 bzw. 300 r
Erklärung der Symbole s. Tab. 3

ist aber recht schwierig, weil sich Erb- und Keimschädigungen nach ihrem Erscheinungsbild nicht trennen lassen (KEPP 1952, LANGENDORFF 1962). Ferner gibt es keine strahlenspezifischen Mutationen und somit auch keine strahlenspezifischen Missbildungen (MESSERSCHMIDT 1960). Hingegen können wir, abgesehen von den eventuellen Spontanmutationen, in den Gruppen der F_2- und F_3-Generationen, in welchen zwar nicht die Eltern, aber die Gross- und Urgrossmütter bestrahlt wurden, die Störungen als Manifestation der strahlenbedingten Erbschädigung der prospektiven Enkel und Grossenkel in den gross- und urgrossmütterlichen Ovarien interpretieren (Tab. 3+4).

F_3-GENERATION

Die Tiere der F_3-Generation lassen sich in 2 Gruppen einordnen. In *Gruppe I* sind beide Elterntiere sowohl von gross- als auch von urgrossmütterlicher Seite her strahlenbelastet. Bei *Gruppe II* wurden nur die Muttertiere bestrahlt, während die Väter von unbestrahlten Vorfahren abstammen.

In der *ersten Gruppe* fanden sich 27 Nachkommen, welche Missbildungen aufwiesen (27,5%). Darunter waren 16 Tiere, welche ausser Kleinwüchsigkeit keine anderen morphologischen feststellbaren Störungen hatten (16,3%). Bei 11 Feten fanden wir, meist kombiniert, folgende Missbildungen: Exen- und Mikrokephalie, Augendefekt, Hasenscharte, Abdominalhernie (Abb. 8), Syndaktilien und Schwanzanomalien. Viele der missbildeten Tiere waren zwerg- bezw. kleinwüchsig (Abb. 10+11). Von den 27 Feten, welche die eben erwähnten Missbildungen aufwiesen, sind 17 Descendenten einer Ahnenreihe, in der die grossmütterlichen Tiere mit je 300 r, die Urgrossmütter jedoch nur mit 100 r bezw. mit 200 r bestrahlt wurden (Tab. 3+4). Die intrauterine Mortalität beläuft sich auf den hohen Wert von 26,4% (7,1 Totgeburten und 19,3% Resorptionen). Die durchschnittliche Wurfgrösse beträgt 7,9 Tiere (Tab. 1).

Die *Gruppe II* weist eine viel geringere Zahl missbildeter Tiere auf. Von 9 Nachkommen (14,9%) mit Entwicklungsstörungen zeigten 7 Tiere nur Wachstumsanomalien (11,6%) (3 Riesenwüchse (Abb. 9), 3 Kleinwüchse und einen Zwergwuchs). Ausserdem konnten wir zwei totgeborene Feten, einen mit Spina bifida und einen kleinwüchsigen mit Kyphose feststellen. Die Absterberate betrug hier 9,9%. Die Wurfgrösse erreicht mit 9,2 praktisch den Wert der Kontrollgruppe.

Die Kontrollserie zur F_3-Generation zeigt einen Missbildungsquotient von 4,6%.

Die Sektion förderte ein intrauterin abgestorbenes, zwergwüchsiges Tier und 4 kleinwüchsige Tiere zu Tage. Die Absterberate beläuft sich auf 6,5% (Totgeburten 0,9%, Resorptionen 5,6%). Die Wurfgrösse ist 9,1.

Auffällig gross ist die Zahl jener Tiere, welche gut proportioniert waren und — abgesehen von iherer Klein- oder Zwergwüchsigkeit — makroskopisch keine Entwicklungsstörungen aufwiesen. Die Vitalität der zwergwüchsigen Tiere war jedoch stark herabgesetzt; sie gingen auch kurz nach der Geburt ein. Der Grossteil der zwergwüchsigen Tiere wurde tot geboren. Die Lebensfähigkeit kleinwüchsiger Tiere war im postnatalen Lebensabschnitt stark reduziert. In dieser Phase stellten sich Defekte in Form von Zahnanomalien, Störungen des Haarwachstums und Extremitätenlähmungen ein. Gewicht und Länge dieser Tiere stimmten nicht überein; so fanden sich z.B. normal grosse untergewichtige Tiere und kleinwüchsige mit Übergewicht. Wir fanden dabei, dass sich die Gewichtsdifferenzen während der ersten Lebenstage ausglichen. Die Störungen des Längenwachstums

erfuhren dagegen nur in wenigen Fällen eine Korrektur; so behielten die meisten kleinwüchsigen Tiere während 4—6 wöchiger postnataler Beobachtungsperiode einen deutlichen Grössenunterschied gegenüber den normal grossen Geschwistern und Kontrolltieren bei. Aus diesem Grund haben wir in Abweichung von der in der Literatur üblichen Beurteilung nach dem Gewicht das Längenmass bevorzugt. Diese Wachstumsstörungen machen ca. 30 bis 50% der in Tab. 1 angegebenen Gesamtzahlen der Entwicklungsstörungen aus. Im Gegensatz zu meinen Beobachtungen fand TRAUTMANN (161) bei Mäusen, welche einmalig und kurzzeitig lokal mit 200 r bestrahlt waren, keine Schäden in der F_1-Generation. BIRKNER (1958) sowie HARVEY and CHANG (1962) erhielten nach Ganzkörperbestrahlung von trächtigen Mäusen und Goldhamstern ähnliche Resultate wohlproportionierter Zwergwüchse und untergewichtiger Tiere.

Die Frage, ob es sich bei der eben erwähnten Wachstumshemmung um eine Störung des diaplacentaren Austausches oder um einen direkten Strahlungseffekt handelt, bleibt ohne Anhaltspunkte offen. Für eine placentare Dysfunktion sprechen die Befunde von KNOPP und TRAUTMANN (1959), GLASSER (1964). Sie fanden bei am 7. Schwangerschaftstag mit 200 r bestrahlten Mäusen, dass die Placenten kleiner waren als die der nicht-bestrahlten Tiere; gleich war auch die Oberfläche des Placentarlabyrinths bei den bestrahlten auf etwa die Hälfte reduziert. Bei der mikroskopischen Untersuchung des seltenen Falles einer Gravidität nach Röntgenkastration liessen sich an den humanen Placenten folgende Veränderungen erkennen: neben dem mangelhaft ausgebildeten Zottenstroma und ungenügender Epitheldifferenzierung fand sich eine auffallende villöse Gefässarmut (RÉVÉSZ 1964). Da fast die ganze Placenta aus Trophoblastmaterial besteht, ist zu vermuten, dass sich die erwähnten Schäden auch in der Placenta offenbaren. Wie weit sich diese Vermutungen als stichhaltig erweisen, werden die im Gang befindlichen mikroskopischen Untersuchungen ergeben.

Betrachtet man, abgesehen von den verschiedenen Gruppierungen, zum Schluss die Gesamtzahlen in den einzelnen Generationen, so ergeben sich folgende Werte:

	VERSUCHSTIERE:		KONTROLLTIERE:	
Generation	*Nachkommen*	*Missbildungen*	*Nachkommen*	*Missbildungen*
F_1	126	10 (7,8%)	122	4 (3,3%)
F_2	234	39 (16,6%)	110	3 (2,7%)
F_3	231	52 (22,5%)	168	5 (2,9%)

Der Vergleich der Generationen zeigt eine ansteigende Missbildungsrate. Der starke Anstieg in der F_2- und F_3-Generation ist 1. als Folge der wiederholten und somit vermutlich genetisch kumulierten Bestrahlungswirkung (KEPP 1952, MARQUART 1958) und 2. als Effekt der Paarung bestrahlter Weibchen mit männlichen Nachkommen bestrahlter Mütter zu werten.

DISKUSSION

Die makroskopische Auswertung des Strahleneffektes an den Nachkommen der einerseits durch direkten (via mütterliches Ovarium), andererseits durch indirekten (auf das trächtige Tier) strahleninsultgeschädigten Versuchsobjekte führte zu dem Ergebnis, dass die nach Ovarienbestrahlung aufgetretenen Missbildungen bei morphologischer Identität zum grössten Teil geringgradiger sind als die durch Bestrahlung trächtiger Tiere ausgelösten Störungen. Sie gleichen ferner den durch Ganzkörperbestrahlung erzielten Veränderungen von Goldhamstern und Mäusen (HARVEY and CHANG 1962; KRIEGEL-LANGENDORFF-SHIBATA 1962).

In der F_1-Generation hatten wir die kleinste Missbildungszahl (hauptsächlich Totgeburten). Sie lässt sich genetisch als Manifestation einer strahlensensiblen Dominant-Letal-Mutation erklären, die sich schon in der ersten Generation und auch in heterozygotem Zustand manifestiert (LENZ 1961). Die Möglichkeit einer eventuellen strahlenbedingten, letalwirkenden Keimschädigung darf jedoch nicht unbeachtet bleiben (KEPP 1952).

In der F_2- und F_3-Generation ist ein starker Anstieg von Zahl und Schwere der Missbildungen zu registrieren (Tab. 2). Der auslösende Effekt neben den schon erwähnten ist noch bedingt durch die Paarung bestrahlter Weibchen (oder weiblicher Nachkommen bestrahlter Eltern bezw. Grosseltern) mit männlichen Nachkommen bestrahlter Mütter zu erklären (Tab. 3+4).

Auf Grund bisheriger Erfahrungen ist das Auftreten recessiver Mutation erst nach mehreren Generationen zu erwarten; sie werden durch das Zusammentreffen gleicher oder ähnlicher defekter Allele ausgelöst (BRESCH 1964, MESSERSCHMIDT 1960).

So ergaben sich im Endresultat aus 3 Filialgenerationen (bei 592 Nachkommen) 101 (17%) Tiere, die eine gestörte Entwicklung aufwiesen (Tab. 2). Die Hälfte (50 = 8,4%) dieser anomalen Nachkommen liessen nur eine Abweichung ihres Längenwachstums erkennen; ein Teil von ihnen offenbarte in der postnatalen Lebensphase eine stark herabgesetzte Vitalität. Ob es sich nur um eine phänotypische Minderwertigkeit handelt, wie MARTIUS nach Gonadenbestrahlung einer F_1-Generation vermutete, ist schwer zu entscheiden, wenigstens bei von bestrahlten Müttern abstammenden Tieren. In der F_1-Generation (nur sehr wenig) und ein Teil der F_2-Generation. Dagegen können wir bei den Nachkommen in der F_3-Generation, in welcher die Untersuchungsobjekte von bestrahlten Gross- und Urgrossmüttern abstammen, wohl eine genetisch bedingte Auswirkung annehmen. Dies wird durch den Vergleich mit den Befunden bei den Kontrollserien unterstützt, hier fanden sich bei 400 Nachkommen aus 3 Filialgenerationen

nur 12 (3%) Tiere, welche Abweichungen von der Norm zeigten; 11 (2,7%) dieser Früchte waren in ihrem Längenwachstum zurückgeblieben.

Das Geschlechtsverhältnis ergab folgende Resultate (Tab. 5): Bestrahlte Mütter zeigten in der Zahl ihrer männlichen Nachkommen eine absinkende Tendenz; in den Gruppen, in welchen die Väter unbelastet waren, stellte sich eine

Geschlechtsverteilung

	Gruppen	Nachkommen ♂	Nachkommen ♀	Total	Verhältnis ♂ : ♀
F_1	Kontrolle	41	49	90	0,83 : 1,00
	I. 100 r	23	32	55	0,71 : 1,00
	II. 200 r	7	10	17	0,70 : 1,00
F_2	Kontrolle	23	23	46	1,00 : 1,00
	I. 300 r	22	23	45	0,95 : 1,00
	II. ♀ ♂	13	21	34	0,61 : 1,00
	III. ♀ ♂	27	25	52	1,08 : 1,00
F_3	Kontrolle	47	54	101	0,87 : 1,00
	I. ♀ ♂	53	65	118	0,81 : 1,00
	II. ♀ ♂	36	33	69	1,09 : 1,00

TAB. 5

Übersicht der Geschlechtsverteilung bei den Versuchs- und Kontrolltieren
♀ ♂ *Nachkommen bestrahlter Mütter*
♀ ♂ *Unbestrahlt*

Verschiebung zugunsten der männlichen Nachkommen ein. Vielleicht sind meine Zahlen für eine statistische Auswertung zu klein. In den Berichten über Hiroshima und Nagasaki wurde eine Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses erwähnt: eine Zunahme der Zahl der Söhne bei bestrahlten Vätern und eine Abnahme bei bestrahlten Müttern (LENZ, MESSERSCHMIDT, SCHULL and NEEL). LANGENDORFF-

Langendorff und Melching (1964) berichteten über ähnliche Resultate bei bestrahlten Mausmännchen. Turpin, Lejeune et Rethore (1958) haben die Verdoppelungsdosis in ihrem Experiment auf Grund der Unterschiede der Maskulinität der Nachkommenschaft bestrahlter und unbestrahlter Individuen festgestellt. Dabei ergab sich, dass die verdoppelnde Dosis auf 30 r geschätzt werden darf. Dieses Resultat stimmt mit den von Fritz-Niggli und Bresch angegebenen Werten überein. Einige Autoren sind auf Grund ihrer Erfahrungen der Meinung, dass das Geschlecht bei den Nachkommen durch Bestrahlung unbeeinflussbar sei (Gowen and Stadler 1964, Green and Les 1964, Spalding 1964). Stadler and Gowen berichteten über eine kontinuierliche Bestrahlung mit Cobalt 60 über 10 Generationen von Mäusen, wobei eine tägliche Dosis von 1,3—2,6 r verabreicht wurde. Sie fanden keine signifikante Verschiebung der Wurfgrösse, Geschlechtsverteilung und Vitalität der Nachkommen. Während 10 Generationen stellte sich nur eine einzige Mutation, eine recessive Brachypodie ein. Die Untersuchungen über strahlenreduzierte Mutationen bei Mäusen ergaben, dass bei akuter, konzentrierter Einwirkung dieselbe Strahlenmenge zu mehr Mutationen als bei langwährender Applikation führt (Fritz-Niggli 1958, Lenz 1961). Dagegen vertritt Marquart (1958) die Meinung, eine chronische oder intermittierend verabreichte Strahlendosis löse dieselbe Mutationshäufigkeit aus wie die entsprechende kurzzeitig applizierte Dosis. Die Keimzellen von Drosophila summieren die Strahlendosen über die gesamte Generationszeit, während bei der Maus dieses Phänomen noch nicht ausreichend bewiesen ist.

Bemerkenswert ist ferner der Befund des Verschiebens des Geschlechtsverhältnisses bei den missgebildeten Feten zugunsten des weiblichen Geschlechts. Bei 101 Nachkommen waren 61 (60,4%) weibliche und 33 (32,5%) männliche Tiere (bei 7 Tieren = 7% konnte das Geschlecht nicht festgestellt werden).

Die Frage, ob die strahlenbedingten Schäden nicht eine gewisse x-chromosomale Spezifität besitzen, bleibt offen. Wir neigen zu einer solchen Vermutung; das vorliegende Material reicht jedoch für eine statistische Sicherung nicht aus.

Abgesehen von den in der Literatur angegebenen, recht heterogenen Befunden, welche durch verschiedene Faktoren, wie Strahlungsart, Dosis, Zeitpunkt der Bestrahlung bedingt sind, ist als wichtigster Faktor noch der Genotypus des Tierstammes von entscheidender Bedeutung, eventuell äussert sich bei einem Tierstamm eine grössere Tendenz zu Missbildungen, während bei einem anderen eine Neigung zu pränatalem Tod und Resorptionen beobachtet werden. Als Schlussfolgerungen der vorgelegten Untersuchungen sei festgehalten, dass die Bestrahlung der weiblichen Gonaden in Bezug auf den Schaden der Nachkommen kein kleineres Risiko darstellt, sondern im Hinblick auf das Erbgut der kommenden Generationen eine grössere, jetzt noch nicht ganz überblickbare Gefahr bedeuten kann als die Bestrahlung während der Trächtigkeit.

Zusammenfassung

Die Ovarien wurden bei der P-Generation lokal mit einer einmaligen Dosis von 100 bezw. 200 r bestrahlt und deren Wirkung bei den Nachkommen während dreier Generationen verfolgt.

Die Auswertung der morphologisch fassbaren Veränderungen ergab folgende Resultate:

1. F_1-Generation: bei 126 Nachkommen von bestrahlten Müttern, die mit unbestrahlten Männern gepaart wurden, gab es 10 (7,8%) Missbildungen. Die Wurfgrösse entspricht dem normalen Durchschnittswert. Die Kontrollgruppe zeigte bei 122 Nachkommen 4 (3,3%) Wachstumsstörungen.
2. F_2-Generation: es wurden ein rapider Anstieg der Missbildungsrate und ebenso der Schwere der Schädigungen, ferner ein geringes Absinken der Wurfgrösse registriert. Von 234 Descendenten zeigten 39 (16,6%) Entwicklungsstörungen mit letalem oder überwiegend subletalem Charakter. Bei der entsprechenden Kontrollserie wurden unter 110 Nachkommen 3 (2,7%) Tiere mit Missbildungen festgestellt. Der starke Anstieg der Missbildungsquote und die Schwere ihres Charakters wird durch eine wiederholte Bestrahlung mit einer Dosis von 300 r bei einem Teil der Muttertiere erklärt, ferner damit, dass die Paarung zum Teil mit Männchen geschah, die selbst Nachkommen bestrahlter Mütter waren.
3. F_3-Generation: sie zeigt einen weiteren Anstieg der Missbildungen. Die Durchschnittswurfgrösse ist angestiegen und erreicht beinahe die Werte der Kontrollreihe. Unter 231 Nachkommen fanden sich bei 52 (22,5%) Tieren Entwicklungsstörungen. Die Kontrollreihe wies bei 168 Embryonen 5 (2,9%) Anomalien auf.

Bei den überlebenden Nachkommen bestrahlter Mütter stellten sich von der zweiten Generation an gelegentlich eine Resistenzverminderung gegenüber banalen Infekten, etwas verspätete Geschlechtsreife mit gehäuften Zyklusstörungen und eine leicht verfrühte Vergreisung mit herabgesetzter Vitalität ein. Dieses Syndrom trat besonders bei Tieren mit Wachstumsstörungen auf.

LITERATURVERZEICHNIS

Albers-Schönberg, H. E. 1903. *Über eine bisher unbekannte Wirkung der Röntgenstrahlen auf den Organismus der Tiere.* Münch. med. Wschr. 50: 1859-1860.

Bergonie, I. et L. Tribondeau. 1904. *Action des rayons X sur le testicule du Rat blanc.* C. R. Soc. Biol. Paris, 57: 592-596.

BIRKNER, R. 1958. *Symptomatik und Systematik der Strahlenschädigungen.* Strahlentherapie 106: 335-353.

BRESCH, C. 1964. *Klassische und molekulare Genetik.* Berlin: Springer-Verlag.

BRENT, R. L. 1964. *The modification of the teratogenic and lethal effects of irradiation to the mammalian fetus.* In: W. D. CARLSON and F. X. GASSNER, *Effects of ionizing radiation of the reproductive system.* Oxford, London, New York, Paris: Pergamon Press, pp. 451-462.

CHANG, M. C. and E. B. HARVEY. 1964. *Effects of ionizing radiation of gametes and zygotes on the embryonic development of rabbits and hamsters.* In: W. D. CARLSON and F. X. GASSNER, *Effects of ionizing radiation of the reproductive system.* Oxford, London, New York, Paris: Pergamon Press, pp. 73-89.

COTTIER, H. 1961. *Strahlenbedingte Lebensverkürzung.* Berlin: Springer-Verlag.

DEANESLY, R. 1938. *The reproductive cycle of the golden hamster (Cricetus auratus).* Proc. Zool. Soc. London, A, 108: 31-37.

FRITZ-NIGGLI, H. 1958. *Abhängigkeit der genetischen Strahlenschädigungen von Milieufaktoren und Strahlenqualität (Schätzung der genetischen Strahlengefährdung des Menschen durch radioaktive Isotope).* Bull. schweiz. Akad. med. Wiss. 14: 550-570.

— 1959. *Die verschiedene Beeinflussung der Mutabilität reifer und unreifer Keimzellen durch Bestrahlung in N_2-, O_2- und CO-Atmosphäre.* Strahlentherapie 109: 402-211.

— 1961. *Neue Befunde und Deutung der relativen Strahlenresistenz des genetischen Materials in reifen Spermien und Urkeimzellen.* Strahlentherapie 116: 340-353.

— 1963. *Strahlenschädigung von Genen und Möglichkeit ihrer Beeinflussung.* Panorama, Mai 1963, Basel, Sandoz A.G.

— 1965. *Aktuelle Probleme der Biophysik.* Sandorama, September 1965, Basel, Sandoz A.G.

GLASSER, S. R. 1964. *Placental dysfunction as the cause of prenatal radiation death: an endocrine oriented hypothesis.* In: W. D. CARLSON and F. X. GASSNER, *Effects of ionizing radiation on the reproductive system.* Oxford, London, New York, Paris: Pergamon Press, pp. 361-376.

GOWEN, J. W. and J. STADLER. 1964. *Acute irradiation effects on reproductivity of different strains of mice.* In: W. D. CARLSON and F. X. GASSNER, *Effects of ionizing radiation on the reproductive system.* Oxford, London, New York, Paris: Pergamon Press, pp. 45-58.

GRAVES, A. P. 1945. *Development of the golden hamster, Cricetus auratus Waterhouse, during the first nine days.* Am. J. Anat. 77: 219-251.

GREEN, E. L. and E. P. LES. 1964. *Persistence of population of mice exposed to substerilizing doses of spermatogonial X-irradiation.* Genetics 50: 497-507.

HARVEY, E. B. 1964. *Effects of X-irradiation of tubal ova on embryonic development of hamsters.* J. Cell. and Comp. Physiol. 63: 177-182.

— and M. C. CHANG. 1962. *Effects of radiocobalt irradiation of pregnant hamsters on the development of embryos.* J. Cell. and Comp. Physiol. 59: 293-306.

— 1963. *Effects of X-irradiation of ovarian ova on the morphology of fertilized ova and development of embryos.* J. Cell. and Comp. Physiol. 61: 133-144.

— 1964. *Effects of single and fractionated X-irradiation of ovarian ova on embryonic development of the hamster.* J. Cell. and Comp. Physiol. 63: 183-188.

HERTWIG, G. 1911. *Radiumbestrahlung unbefruchteter Froscheier und ihre Entwicklung nach Befruchtung mit normalen Samen.* Arch. f. mikr. Anat. 77: 165-209.

HERTWIG, O. 1911. *Die Radiumkrankheit tierischer Keimzellen. Ein Beitrag zur experimentellen Zeugungs- und Vererbungslehre.* Arch. f. mikr. Anat. 77: 1-164.

HERTWIG, P. 1932. *Die künstliche Erzeugung von Mutationen und ihre theoretischen und praktischen Auswirkungen.* Z. Indukt. Abstamm. u. Vererb. 61: 1-35.

— 1938. *Unterschiede in der Entw. fähigkeit von F_1 Mäusen nach Rtg-Bestrahlung von Spermatogonien, fertigen und unfertigen Spermatozoen.* Biol. Zbl. 58: 273-301.

HINDLE, E. and H. MAGALHAES. 1957. *The golden hamster.* In: *The UFAW Handbook on the Care and Management of Laboratory Animals.* Tunbridge Wells (England): Courier Printing and Publishing Co. LTD.

HUG, O. 1958. *Spätschäden bei chronischer Strahlenbelastung.* Bull. schweiz. Akad. med. Wiss. 14: 501-516.

KEPP, K. R. 1952. *Grundlagen der Strahlentherapie.* Stuttgart: Georg Thieme Verlag.

KNOPP, J. und J. TRAUTMANN. 1959. *Die Wirkungen von 200 r Röntgenganzbestrahlungen auf die Placenta der weissen Maus.* Strahlentherapie 110: 70-82.

KRIEGEL, H., H. LANGENDORFF und K. SHIBATA. 1962. *Die Beeinflussung der Embryonalentwicklung bei der Maus nach einer Röntgenbestrahlung.* Strahlentherapie 119: 349-369.

KRIEGEL, H. und K. SHIBATA. 1964. *Histologische Untersuchungen über die Beeinflussung der Embryonalentwicklung bei der Maus nach Röntgenbestrahlung.* Strahlentherapie 124: 575-587.

LANGENDORFF, H. 1963. *Zur Induktion von Spätschäden bei chronischer äusserer Einwirkung kleiner Strahlendosen.* Strahlentherapie 122: 1-15.

— M. LANGENDORFF und H. J. MELCHING. 1964. *Untersuchungen über einen biologischen Strahlenschutz.* Strahlentherapie 123: 237-247.

LENZ, W. 1961. *Medizinische Genetik.* Stuttgart: Georg Thieme Verlag.

LUTWAK-MANN, C. 1966. *Some physiological and biochemical properties of the mammalian blastocyst.* Bull. schweiz. Akad. med. Wiss. 22: 101-122.

MACHT, S. and P. LAWRENCE. 1955. *National survey of congenital malformations resulting from exposure to roentgen radiation.* Am. J. Roentgenol. 73: 442-466.

MANDL, A. M. 1964. *The radiosensitivity of germ cells.* Biol. Rev. 39: 288-371.

MARQUARDT, H. 1958. *Die Beurteilung genetischer Schäden durch Strahlenquellen innerhalb und ausserhalb des Organismus.* Bull. schweiz. Akad. med. Wiss. 14: 521-549.

MARSH, A. F. 1951. *The Hamster Manual.* Alabama.

MARTIUS, H. 1931. *Keimschädigung durch Röntgenstrahlen.* Strahlentherapie 41: 47-66.

MCKAY, D. G. and A. T. HERTIG. 1961. *Fetal wastage associated with placental insufficiency.* In: *First International Conference on Congenital Malformations.* Philadelphia, Montreal: Lippincott Co.

MESSERSCHMIDT, O. 1960. *Auswirkungen atomarer Detonationen auf den Menschen.* München: Karl Thiemig Verlag.

MOORE, J. G., J. L. VAN CAMPENHOUT and W. W. BRANDKAMPF. 1964. *Effects of ionizing irradiation and chemotherapeutic agents on human chromosomes.* Am. J. Obst. Gynec. 88: 985-1000.

MÜLLER, H. J. 1927. *Arteficial transmutation of the gene.* Science 66: 84-87.

NEEL, J. V. and W. J. SCHULL. 1956. *The effect of exposure to the atom bombs on pregnancy termination in Hiroshima and Nagasaki.* Washington, D.C.: Nat. Acad. Sci. Nat. Res. Council Publ. no. 461.

RÉVÉSZ, E. 1964. *Gravidität nach Röntgenkastration.* Mitt. Naturf. Ges. Bern 20: 65-78.

RUGH, R. 1964. *Ionizing radiation and reproductive capacity.* In: W. D. CARLSON and F. X. GASSNER, *Effects of ionizing radiation on the reproductive system.* Oxford, London, New York, Paris: Pergamon Press, pp. 25-43.

— W. F. CAVENESS, L. DUHAMEL and G. S. SCHWARZ. 1963. *Structural and functional (electro- encephalographic) changes in the post-natal mammalian brain resulting from X-irradiation of the embryo.* Military Medicine 128: 392-408.

RUSSEL, L. B. 1963. *Radiation Hazard.* In: M. FISHBEIN, *Birth Defects.* Philadelphia, Montreal: Lippincott Co.

SCHULTE-BRINKMANN, W. 1966. *Zur Frage teratogener Fruchtschäden durch Röntgendiagnostik.* Dtsch. med. Wschr. 49: 2209-2212.

SPALDING, J. F. 1964. *Longevity of first and second generation offspring from male mice exposed to fission neutrons and gammarays.* In: W. D. CARLSON and F. X. GASSNER, *Effects of ionizing radiation on the reproductive system.* Oxford, London, New York, Paris: Pergamon Press, pp. 147-152.

STADLER, J. and J. W. GOWEN. 1964. *Observations on the effects of continuous irradiation over ten generations on reproductivities of different strains of mice.* In: W. D. CARLSON and F. X. GASSNER, *Effects of ionizing radiation on the reproductive system.* Oxford, London, New York, Paris: Pergamon Press, pp. 111-122.

STARCK, D. 1965. *Embryologie.* Stuttgart: Georg Thieme Verlag.

STRAUSS, F. 1956. *The time and place of fertilization of the golden hamster egg.* J. Embryol exp. Morph. 4: 42-56.

— 1957. *Die Implantationsvorbereitungen im Hamster-Uterus.* Anat. Anz. 10[illegible] (Erg. H.): 92-98.

— und E. RÉVÉSZ. 1965. *Die Wirkung von Ovarien-Bestrahlungen auf die Filialgenerationen.* Verh. Schweiz. Naturf. Ges. 1964, 144: 130-132.

TÖNDURY, G. 1962. *Pränatale Pathologie.* Verh. Deutsch. Orthop. Ges. 49: 16-33.

TRAUTMANN, J. 1961. *Einige Grundlagen für Experimente über Fruchtschäden durch ionisierende Strahlen.* Strahlentherapie 114: 147-152.

— 1961. *Kreislerjungtiere nach 200 r Röntgenganzkörperbestrahlungen schwangerer Albinomäuse in der Hauptorganbildungsperiode.* Strahlentherapie 114: 201-202.

— 1961. *Wirkungen subletaler Strahlendosen auf Organe hoher Strahlenempfindlichkeit.* Strahlentherapie 114: 535-551.

— 1963. *Wirkungen subletaler Strahlendosen auf den Zyklus und Oestrus der weissen Laboratoriumsmaus.* Strahlentherapie 122: 558-564.

TÜNTE, W. 1965. *Vergleichende Untersuchungen über die Häufigkeit angeborener menschlicher Missbildungen.* Stuttgart: Gustav Fischer Verlag.

TURPIN, R., J. LEJEUNE et M. O. RETHORE. 1958. *Les effects génétiques chez l'homme des radiations ionisantes.* Bull. schweiz. Akad. med. Wiss. 14: 571-579.

VENABLE, J. H. 1946. *Pre-implantation stages in the golden hamster (Cricetus auratus).* Anat. Rec. 94: 105-119.

— 1946. *Volume changes in the early development of the golden hamster.* Anat. Rec. 94: 129-138.

WACHSMANN, F., A. UTRERAS und E. SCHREINER. 1963. *Einfluss der Zeit zwischen Bestrahlung und Befruchtung auf die F_1-Generation von Mäusen.* Strahlentherapie 122: 91-102.
WARD, M. C. 1946. *A study of the estrous cycle and the breeding of the golden hamster, Cricetus auratus.* Anat. Rec. 94: 139-162.
— 1948. *The early development and implantation of the golden hamster, Cricetus auratus, and the associated endometrial changes.* Am. J. Anat. 82: 231-276.
ZDANSKY, R. 1961. *Strahleninduzierte Mutationen, natürliches Mutationsgeschehen und die Evolution des Organismus.* Strahlentherapie 116: 15-24.

Tome 75, nº 6 — mars 1968

Ascoglossa, Notaspidea und Nudibranchia im Litoral des Golfes von Neapel

von

Luise SCHMEKEL [1]
Stazione Zoologica di Napoli und Zoologische Anstalt der Universität, Basel

Mit 21 Abbildungen

Die hier vorgelegte Faunenliste steht im Rahmen eines langjährigen Arbeitsprogrammes der Basler Zoologischen Anstalt zur Erforschung der marinen euthyneuren Molluskengruppe der Opisthobranchier. Sie ist Vorbereitung für eine Monographie der Nudibranchier und Ascoglossen des westlichen Mittelmeeres, die ich gemeinsam mit A. PORTMANN und anderen Mitarbeitern für die Reihe „FAUNA UND FLORA DES GOLFES VON NEAPEL" plane.

Die Zusammenfassung von Ascoglossen, Notaspiden und Nudibranchiern hat systematische, bestimmungstechnische und ökologische Gründe: Notaspidenartige Formen werden als Vorfahren der Nudibranchier angenommen. Einige Autoren fassen die Verwandtschaft beider Ordnungen als so eng auf, dass sie sie zusammen in eine einzige Ordnung stellen (BOETTGER, 1954). Die Ascoglossen, in einigen Familien ausgesprochen acteon-ähnlich, stehen den Nudibranchiern sicherlich weniger nahe, als z. B. die hier nicht berücksichtigten *Aplysiacea.* Sie gleichen ihnen aber äusserlich so verblüffend, dass sie vom Anfänger immer wieder mit ihnen verwechselt werden — und seit den ältesten Faunenlisten mit Nudibranchiern gemeinsam geführt werden. Alle drei behandelten Ordnungen kommen überwiegend auf Hartböden und im Phytal vor.

Im Folgenden werden zunächst kurz die Geographie und die allgemeinen ökologischen Faktoren des Golfes von Neapel beschrieben und die Fangmethoden

---

[1] Mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der Wissenschaften und der Deutschen Forschungsgemeinschaft.
Herrn Prof. Dr. ADOLF PORTMANN in grosser Dankbarkeit zum 70. Geburtstag gewidmet.

Abb. 1.

geschildert. Die anschliessende Artenliste bildet den zentralen Teil der Arbeit, dem die Diskussion von Tiefenverteilung, Jahresrythmus und Individualzyklus der häufigsten Arten folgt. Vergleichsweise werden die ältesten Opisthobranchier-Listen von Neapel (A. Costa, 1866-1869; Mazzarelli, 1902, 1903) und die neueren für das westliche Mittelmeer (Haefelfinger, 1960 u. a.) herangezogen. Eine eingehende Auseinandersetzung mit den Befunden im nördlichen Atlantik (Miller, 1961, 1962; Tardy, 1962; Thompson, 1964; Swennen, 1961) wird der Leser dagegen vermissen. Das geschieht mit Absicht. Die komplizierteren Bedingungen des Mittelmeeres, — höhere Arten- und geringere Individuenzahl, — erfordern eine andere, differenziertere Darstellung als sie im Atlantik notwendig ist, und machen einen Vergleich vorerst schwierig.

GEOGRAPHIE UND ALLGEMEINE ÖKOLOGISCHE FAKTOREN

Der Golf von Neapel liegt zwischen dem 40.35 und 40.50 nördlichen Breitengrad, dem 13.55 und 14.30 östlichen Längengrad an der Westküste Italiens (Abb. 1). Er besitzt die Gestalt eines in nordöstlicher Richtung in das Festland

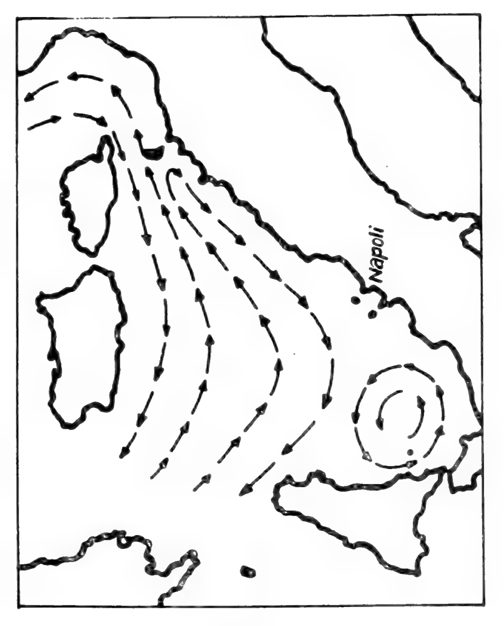


Abb. 2.
Strömungen im Thyrrenischen Meer (nach Düing, 1965).

einschneidenden flachen Rechteckes. Nord- und Nordostküste haben vulkanischen Charakter (phlegräische Felder, Vesuv), die Südostküste besteht aus Sedi-

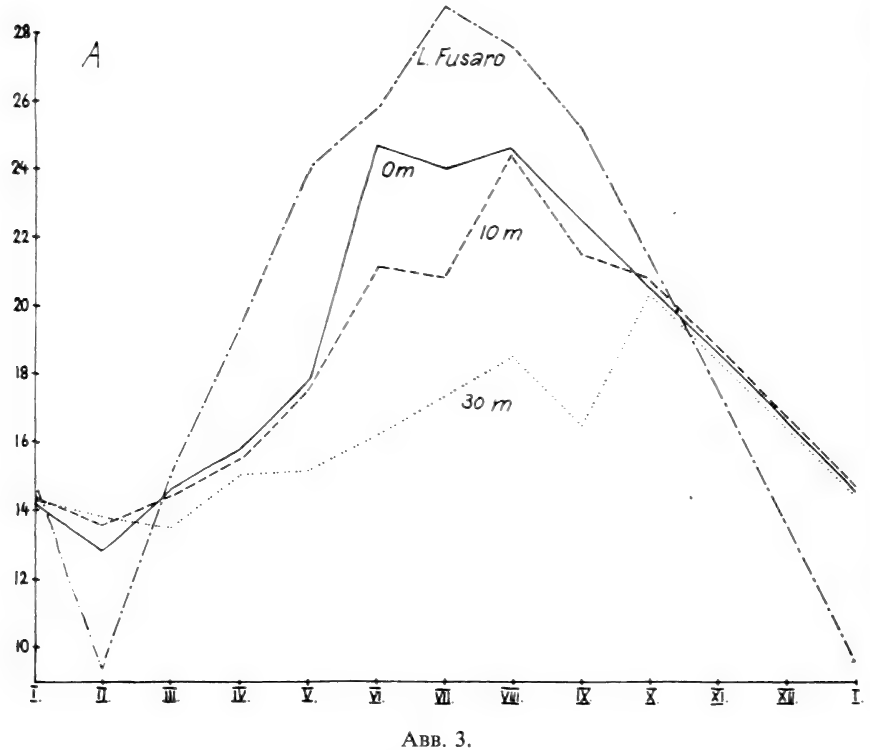


Abb. 3.
vgl. Abb. 5.

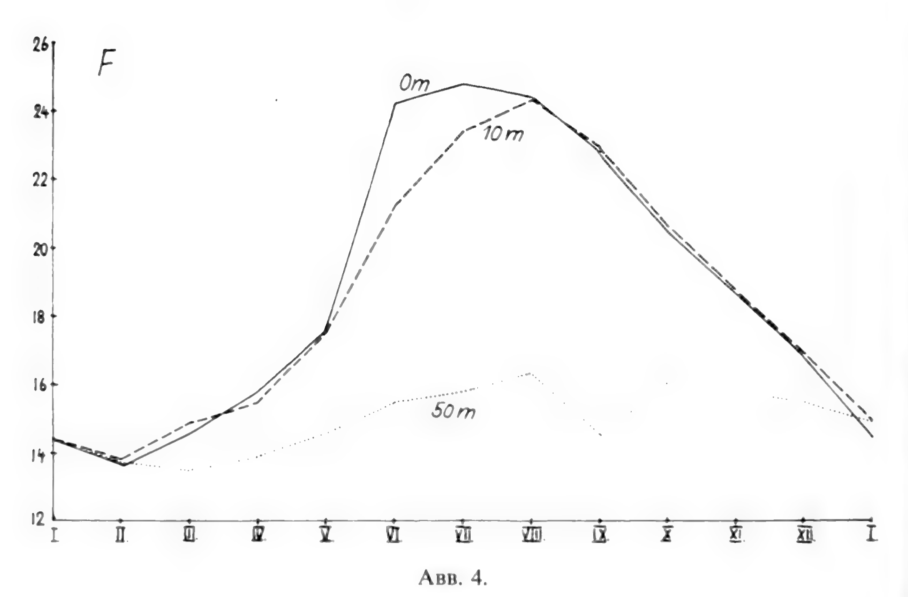


Abb. 4.
vgl. Abb. 5.

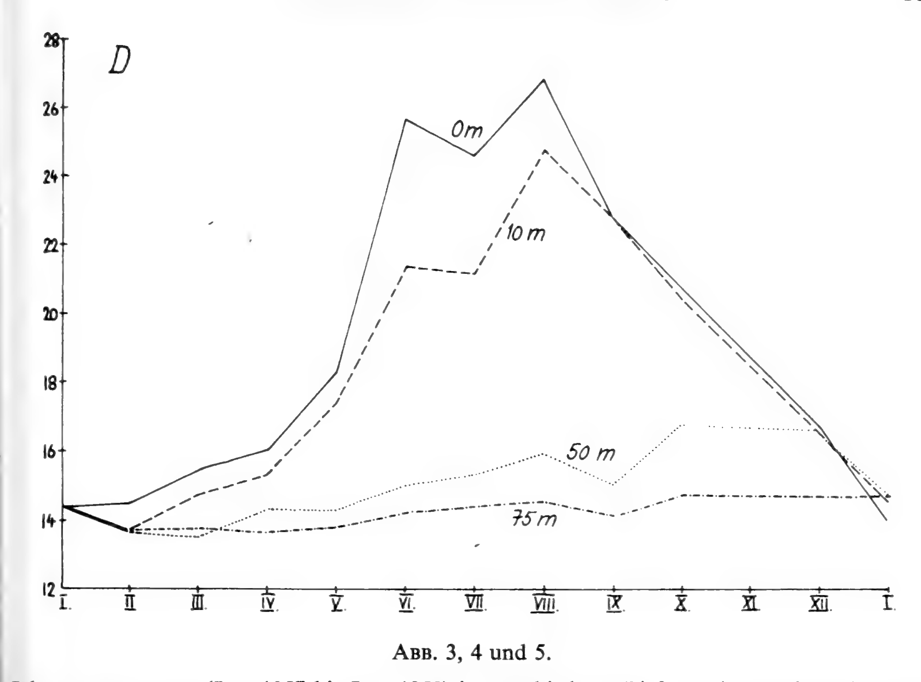


ABB. 3, 4 und 5.

Jahrestemperaturen (Jan. 1957 bis Jan. 1958) in verschiedener Tiefe an den Punkten A, F und D der Abb. 1 (nach HAPGOOD, 1960).
In Abb. 3 sind die Oberflächentemperaturen für den Lago Fusaro mit eingetragen (nach SACCHI und RENZONI, 1962). Ordinate = °C, Abzisse = Monate.

mentgestein (Kreta-Kalk und Dolomit). Gegen Südwesten ist der Golf weit zum Meere offen, nach Westen sind ihm die Inseln PROCIDA und ISCHIA, nach Süden CAPRI vorgelagert. Sein Boden ist Teil des Kontinentalschelfes. Er fällt langsam nach Südwesten bis gegen 300 m ab. Im Norden wird diese regelmässige Topographie durch vulkanische Einschiebungen unterbrochen: Die TAUBEN- (südöstlich vom C. MISENO) und ISCHIAbank (östlich von ISCHIA) erheben sich bis zu 50 m unter dem Meeresspiegel. Im Südwesten reichen zwischen ISCHIA und CAPRI am Abfall des Kontinentalschelfes zwei bis zu 1000 m tiefe Horstgräben (südwest-nordostwärts verlaufend) bis an den Golf heran.

Regenfälle und einige Thermalquellen bringen keine nennenswerte Süsswasserzufuhr. Grössere Flüsse fehlen. Der SARNO bei CASTELLAMARE und der SEBETO bei PORTICI erlangen keine Bedeutung, — und der 20 Seemeilen nordwestwärts des Golfes mündende VOLTURNO verursacht nur bei starkem Westwind eine ganz leichte Aussüssung. Salinitätsmessungen ergeben für den Golf eine *charakteristische Offensee-Salinität.* Schwankungen überschreiten selten das Intervall 37.0 bis 38.5 0/00 (HAPGOOD, 1959).

Der Golf von Neapel liegt in einer grossräumigen *Stromgrenzzone* (DÜING, 1965) (Abb. 2). Einer der grossen Ströme des Mittelmeeres fliesst parallel der

Thyrrenischen Küste nordwestwärts. Ihm korrespondiert ein kleiner, küstennaher Gegenstrom in südlicher Richtung, dem wohl gemeinsam mit entgegen dem Uhrzeigersinne verlaufenden Strömungen eines Wirbels im süd-östlichen Thyrrenischen Meer entscheidende Bedeutung für den Golf zukommt. Wasserbewegungen gehen dabei im allgemeinen küstenparallel vor sich und bedingen einen küstenparallelen Durchfluss zwischen den Inseln und dem Festland (CANALE D'ISCHIA, BOCCA PICCOLA). Er erfolgt in den Frühlings- und Sommermonaten überwiegend in südöstlicher Richtung, im Herbst in nordwestlicher Richtung (DÜING, 1965). Darüberhinaus ergibt sich ein im einzelnen ausserordentlich kompliziertes Strombild. Angaben über Bodenströme fehlen. Der mittlere Springtidenhub beträgt etwa 30 cm (DÜING, 1965).

Das Wasser ist tiefblau, durchsichtig — also wie das ganze Mittelmeer nährstoffarm und arm an Trübstoffen. Als Vegetationsgrenze gibt FUNK (1927) 100 bis 120 m an. In den Sommermonaten findet eine starke Erwärmung der Oberfläche und Schichtung des Wassers statt (Daten zur Ausbildung und Tiefe der Sprungschicht vgl. u. a. DÜING, 1965), die durch vertikale Mischung im Winter wieder aufgehoben wird. Die maximalen Temperaturschwankungen betragen im Jahreslauf für eine Tiefe von 10 m etwa 10°, für 20 m Tiefe 5°, für 30 m Tiefe 2°. Darunter liegt die Temperatur für Sommer und Winter konstant bei 14° (Daten nach HAPGOOD, 1959. Vgl. Abb. 3, 4, 5).

FANGMETHODEN

Von Juli 1963 bis Februar 1967 sammelten wir alle Opisthobranchierarten. Daten fehlen für die Monate Juli und August 1964 bis 1966. Alle referierten Fänge stammen aus Tiefen zwischen 1 m und 80 m. Die Endofauna der Weichböden ist dabei nur durch Zufallsfunde vertreten, — die Fauna von ISCHIA, da sich die dortige Aussenstation erst im Aufbau befindet, nur unvollkommen berücksichtigt worden. Regelmässig mituntersucht wurde der westlich von Neapel gelegene LAGO FUSARO (Abb. 1).

Die Fangmethoden bestehen aus:

1) Sammeln an der Oberfläche, vom Land und kleinem Boot aus,

2) Sammeln durch Taucher und

3) Dredschen.

ad 1) Der Neapler Golf besitzt weithin unzugängliche Steil- oder reine Sandküste und ist in seinem ganzen nordöstlichen Teil dicht bebaut. Deshalb spielen Fänge vom Land aus in natürlichen Biotopen eine untergeordnete Rolle (Drehen der Ufersteine, Absuchen flacher Buchten, Tümpel etc.). Bedeutung er-

langen sie jedoch für oberflächennahe, gegen Wasserverschmutzung unempfindliche Arten an Kulturbauten aller Art (Hafenmauern, Kanalwänden, Pfählen, alten Booten etc.).

ad 2) Mitarbeiter, Kollegen und Taucher der STAZIONE ZOOLOGICA DI NAPOLI sammelten grössere und auffallendere Formen bis zu 30 m Tiefe, — jedoch nur soweit Bedarf bestand; d. h. die Fangzahlen für *Umbraculum*, *Peltodoris* etc. sind nicht die maximal erreichbaren Ziffern, sondern die, bei denen wir zu sammeln aufhörten.

Zweimal pro Woche holten die Taucher der Stazione an den Fels- und Tuffwänden zwischen 0 und 30 m Tiefe *Grattatura:* In Stufen von je nach Ort 5 bis 10 m Höhendifferenz wird mit einem scharfen Instrument der gesamte Bewuchs abgeschlagen und unmittelbar in grossen Gläsern oder Beuteln aufgefangen. Diese bringt man verschlossen an die Oberfläche. Auf entsprechende Weise wird Material auf dem Meeresboden überall dort gesammelt, wo Dredschen unmöglich oder sich als zu grob erweist. *Grattàtura* kann einen willkürlichen Querschnitt des Bewuchses an einem bestimmten Ort geben — sie kann aber auch gezielt auf ganz bestimmte Algen-, Hydroiden-, Schwamm-Assoziationen angewandt werden (wodurch sich die Fangziffern gegebenenfalls erheblich erhöhen lassen).

ad 3) Material aus *Posidonia-*, *Zostera* und *Cymodocea*-Beständen, sowie Material aus Tiefen zwischen 30 und 80 m wurde mit der Dredsche heraufgeholt (Rahmen und Netz je nach Boden, Bewuchs und Tiefe wechselnd).

Alles so gewonnene Material breiteten wir im Labor unter Zugabe frischen Wassers in grossen Plastikschüsseln aus. Die meisten Opisthobranchier steigen nach ½ bis 24 Stunden an die Wasseroberfläche, schwimmen dort Fuss nach oben und können leicht abgesammelt werden. Andere Arten lösen sich nicht oder nur sehr schwer von ihrem Substrat und müssen evtl. mit Binokular auf diesem gesucht werden *(Trinchesia granosa, Polycerella recondita).*

ARTENLISTE (vgl. Tabl. I)

Die Liste enthält keine Angaben über die noch unbestimmbaren Arten. Sie richtet sich in der Gruppensystematik nach ODHNER (1936 und 1939, vgl. auch BOETTGER, 1954 und MORTON, 1958), in der Fassung und Nomenklatur der Familien und Gattungen teils nach PRUVOT-FOL (1954), teils nach neueren Arbeiten (BABA, 1949, 1955; HAEFELFINGER, 1959, 1960b, 1963; MACNAE, 1954; MARCUS, 1958; PORTMANN, 1958 u. a.) und Beschlüssen der Internationalen Nomenklaturkommission. Auf alle Abweichungen in der Gattungs-und Artnomenklatur gegenüber Pruvot-Fol, Faune de France (1954), dem bisher einzigen zusammenfassenden Werk zur Opisthobranchierfauna des Mittelmeeres, wird im Text verwiesen.

Die in der Liste auf den Artnamen folgende arabische Ziffer bedeutet die Zahl der Gesamtfänge, die römischen Zahlen das monatliche Vorkommen. Ortsangaben sind auf Abb. 1 zu vergleichen, ältere Nachweise in Neapel, die Nahrung — soweit bekannt — und Grössenangaben aus Tab. I zu entnehmen. Angaben wie „*Posidonienwiesen*", „*Grattatura*" sollen lediglich einen Anhaltspunkt für weitere Fänge geben. Auf die Autökologie der einzelnen Arten kann hier nicht eingegangen werden.

Die Bestimmung von Futtertieren und -pflanzen wurde, wann immer möglich, durch Kenner der anderen Gruppen vorgenommen, weitgehend auch selbst durchgeführt. Für ihre Modernität kann nicht gebürgt werden.

ORDNUNG ASCOGLOSSA

Familie **Oxynoidae**

Oxynoe olivacea Rafinesque, 1819
von Portmann, 1960 in mehreren Exemplaren auf *Caulerpa;* Mergellina.

Lobiger serradifalci (Calcara, 1840)
103, VIII-I, 3-20 m, Mergellina bis C. Posillipo auf *Caulerpa* (Abb. 11, 12, 13).

Familie **Elysiadae**

Elysia viridis (Montagu, 1810)
255, ganzjährig, Maximum IV-VI, 1-20 m, *Grünalgen-Grattatura, Posidonia-, Zostera-* und *Cymodocea-Wiesen*; ganzer Golf, Fusaro (Abb. 11, 12).

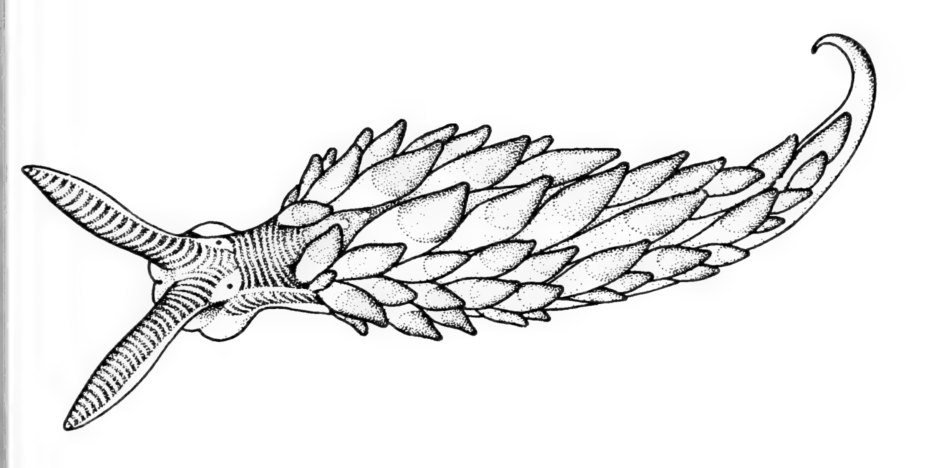
Elysia fusca Philippi, 1844
(evtl. Variante von viridis ?), 14, ganzjährig, 1—20 m, *Grünalgen-Grattatura, Posidonia-, Zostera-* und *Cymodocea-Wiesen*; ganzer Golf, Fusaro.

Elysia timida Risso, 1826
5, VI—IX, 1—5 m, Ufersteine; Ischia (Castello).

Thuridilla hopei (Verany, 1853)
7, III—X, *Grattatura;* Nisida, C. Miseno, Procida (P. Pizzago), Capri (P. Tiberio).

Familie **Calliphyllidae**

Calliphylla mediterranea A. Costa, 1869
4, I—IV, 1—2 m, *Grünalgen-Grattatura;* Umgebung von Mergellina.



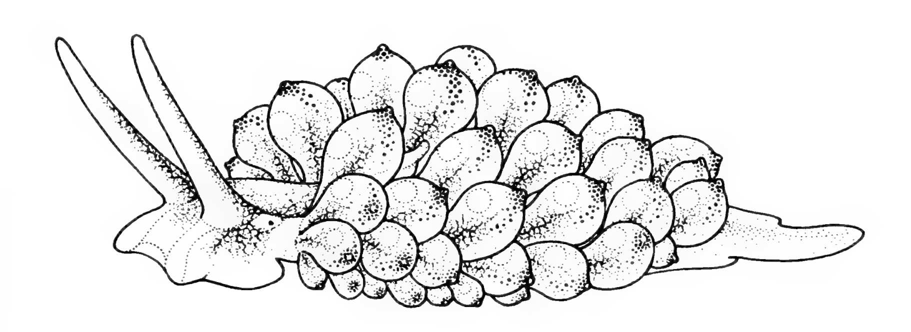


Abb. 6.

Placida cremoniana (oben) und *Ercolania coerulea* (unten).

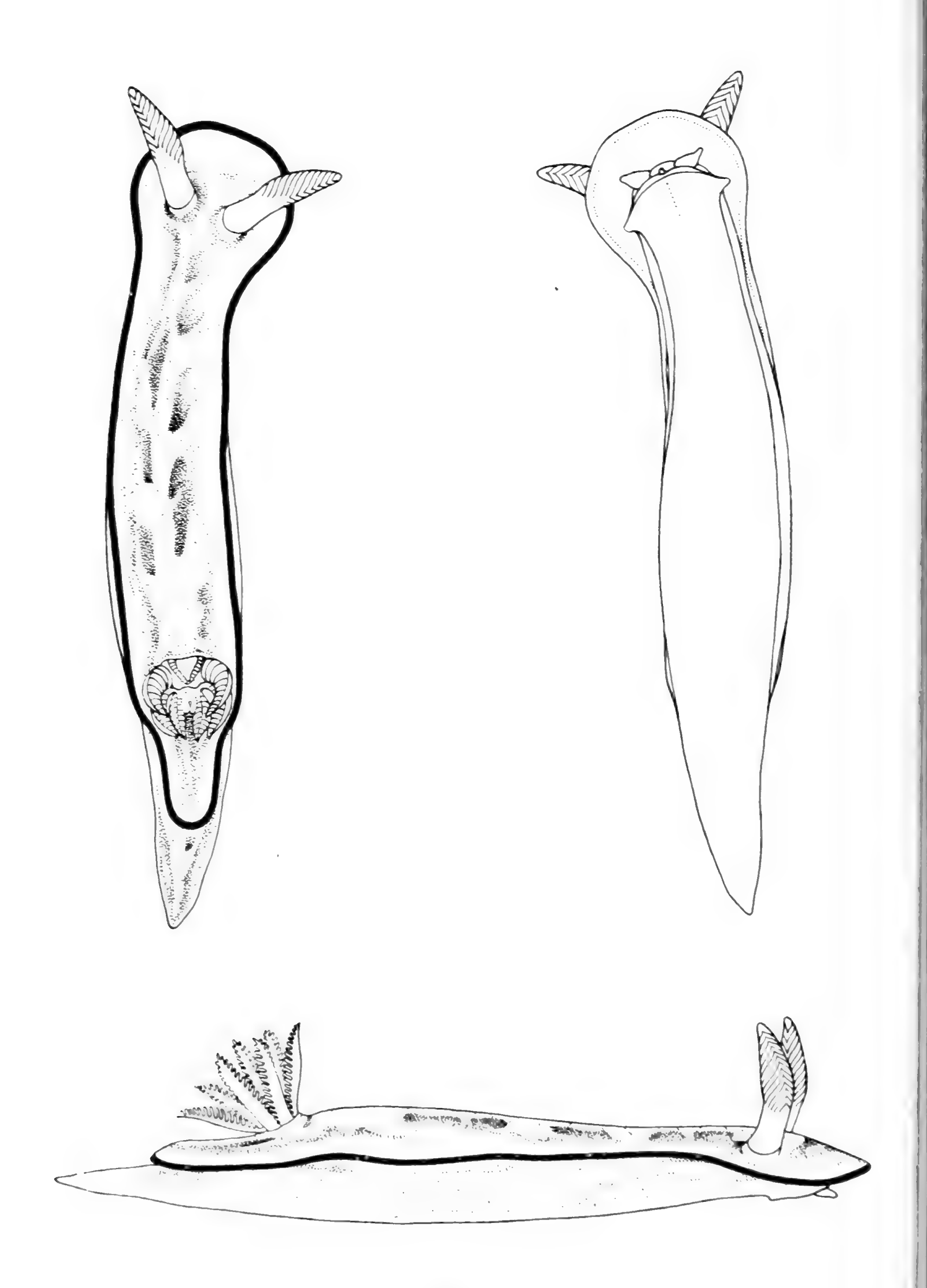


Abb. 7.

Glossodoris messinensis.

Lobifera cristallina Trinchese, 1881

2, II und IX, 15—30 m, *Grattatura;* C. MISENO, CAPRI (P. Tiberio). Die Art wird von PRUVOT-FOL als Lobiancoia crist. geführt. Vgl. zur Berichtigung der Nomenklatur PORTMANN (1958).

Familie ?

Bosellia mimetica Trinchese, 1890/91

23, ganzjährig, 2—20 m, *Grünalgengrattatura;* ganzer Golf (Abb. 8).

Familie **Stiligeridae**

Stiliger vesiculosus Deshayes, 1864

31, II—VI, 5—15 m, auf Opisthobranchierlaich; C. DELL'UOVO bis POSILLIPO, FUSARO.

Hermaea bifida (Montagu, 1816)

204, ganzjährig, Maximum III—V, 1—20 m, *Grattatura, Posidonia-, Zostera-* und *Cymodocea-Wiesen;* MERGELLINA bis C. MISENO, NISIDA, ISCHIA (Abb. 8, 11, 12, 13).

Placida cremoniana (Trinchese, 1893)

14, V—VI, XI, 1—25 m, *Grünalgen-Grattatura, Posidonia-* und *Cymodocea-Wiesen;* MERGELLINA, NISIDA.

PRUVOT-FOL (1954) führt zwei Arten mit der ausserordentlich auffälligen Färbung dieses Ascoglossen (Abb. 6): *Placida cremoniana* Trinchese, 1892 und *Ercolania trinchesii* Pruvot-Fol, 1951. Beide unterscheiden sich, da für *Ercolania trinchesii* ausdrücklich die placida-ähnliche Radula betont wird, allein in der Rhinophorenform: *placida*-charakteristisch gefaltet bei *P. cremoniana*, *ercolania*-charakteristisch schlauchförmig bei *E. trinchesii.* Nun ist, da auf der Aussenseite der Rhinophoren von *P. cremoniana* ein helles Längsband läuft, das gemeinsam aus dem hellen Rand des äusseren Rhinophorenlappens und dem darunterliegenden hellen Streifen des medianen Rhinophorenteiles gebildet wird, die Faltung des Rhinophoren sehr schwer zu erkennen (vgl. TRINCHESE, 1896). Ich halte daher beide Arten für synonym. *Placida cremoniana* Trinchese, 1892, kommt gegenüber *Ercolania trinchesii* Pruvot-Fol, 1951, Priorität zu.

Placida dendritica (Alder und Hancock, 1843)

284, I—VI, *Grünalgen-Grattatura, Posidonia-, Zostera-* und *Cymodocea-Wiesen;* ganzer Golf, FUSARO (Abb. 11, 12, 13).

Placida viridis Trinchese, 1873

33, ganzjährig, 1 bis 20 m, *Grünalgen-Grattatura, Posidonia-* und *Cymodocea-Wiesen;* MERGELLINA bis C. POSILLIPO, NISIDA, FUSARO.

Aplysiopsis elegans Deshayes, 1835—1853
1, VI, 40 m; B. D'ISCHIA.

Hermaeopsis variopicta A. Costa, 1896
23, ganzjährig, 1—20 m, *Grattatura*, *Posidonia*-Wiesen; MERGELLINA bis C. MISENO, NISIDA, PROCIDA (P. Pizzago und C. di Procida).

Ercolania viridis A. Costa, 1866
100, ganzjährig, Maxima V und X, 1—10 m, *Grünalgen-Grattatura*, *Cymodocea*- und *Zostera-Wiesen;* ganzer Golf, FUSARO (Abb. 11).

Ercolania coerulea Trinchese, 1892
14, ganzjährig, 1—20 m, *Grünalgen-Grattatura;* Aussengolf: NISIDA, C. MISENO, PROCIDA (P. Pizzago), VERVECE (Abb. 8).

PRUVOT-FOL (1954) hält *E. coerulea* Trinchese 1892 (Abb. 6) und *E. costai* Pruvot-Fol, 1951, für getrennte Arten. Sie beschreibt *E. costai* (1954, gekürzt): «Papilles très caduques, dont la forme rappelle celle d'une ampoule électrique: elles s'évasent à partir de la base et se terminent par un petit mucron. La couleur est presque uniformément verdâtre, mais avec un reflet bleuté glauque répandu sur toutes les papilles... et ne formant pas comme chez *E. coerulea* des taches localisées... Chez *E. costai* le caractère le plus marquant consiste en la forme et la grosseur des dents (type «sabot») qui... sont relativement énormes, et en petit nombre.»

TRINCHESE (1892) gibt für *E. coerulea* keine andere Papillenform und keine entscheidend andere Radula an. Die von TRINCHESE betonten auffälligen blauen Flecken, in denen PRUVOT-FOL ein Unterscheidungsmerkmal beider Arten sieht, sind nur beim gut ernährten Tier vorhanden. Sie werden bei vielen Exemplaren schon nach kurzem Hungern undeutlich und können mit zunehmendem Fasten ganz verschwinden. Ich betrachte beide Arten als synonym. *E. coerulea* Trinchese kommt Priorität zu.

TRINCHESE (1892, S. 154, gekürzt): «Denomino cosi questa specie per una grande macchia cilestrina che si osserva nella faccia anteriore delle sue papille dorsali... Le papille sono molto ringonfie, a sezione longitudinale ellittica, a sezione transversale circolare... La radula è breve, composta di 9 denti: 3 sopra e 6 sotto la lingua, simile nella forma a quelli delle altre *Ercolanie*, ma molto più robusti.»

Familie ?

Costasiella virescens Pruvot-Fol, 1951
1, IX, 7 m, *Posidonia-Wiese;* ISCHIA (P. Inglese).

Familie **Limapontiidae**

Limapontia nigra O. F. Müller, 1773
2, X und XII, 2 m, *Grattatura;* FUSARO.

ORDNUNG NOTASPIDEA

Familie **Tylodinidae**

Tylodina perversa (Gmelin, 1790)
4, IX und X, 20 bis 40 m, *Grattatura*. PROCIDA (P. Pizzago).

Familie **Umbraculidae**

Umbraculum mediterraneum (Lamarck, 1912)
15, ganzjährig, 10—40 m, Taucher; ganzer Golf.

Familie **Pleurobranchidae**

Pleurobranchea meckeli Leue, 1813
12, ganzjährig, 10—75 m, aus sehr verschiedenem Material; ganzer Golf.

Oscanius testudinarius Cantraine, 1840
7, V—X, 10 bis 45 m, Umgebung von MERGELLINA und vor POZZUOLI.

Berthella aurantiaca (Risso, 1818)
1, VI, 1 m, MERGELLINA.

Berthella plumula Montagu, 1803
22, VIII—X, 1—20 m, aus sehr verschiedenem Material, bevorzugt unter Ufersteinen; MERGELLINA bis C. PROCIDA.

Berthellina engeli Gardiner, 1936
2, III und IV, 80 m; CAPRI (G. azzura)

ORDNUNG NUDIBRANCHIA

Unterordnung EUDORIDACEA

A. CRYPTOBRANCHIA

Familie **Glossodorididae**

Glossodoris gracilis (Rapp, 1827)
18, ganzjährig, 1—30 m, *Grattatura* und *Posidonienwiesen ;* ganzer Golf. (Zur Nomenklatur der Glossodorisarten vgl. PRUVOT-FOL, 1951 a und HAEFELFINGER, 1959).

Glossodoris krohnii (Vérany, 1846)

31, ganzjährig, 1—20 m, *Grattatura;* GAIOLA bis C. MISENO, NISIDA, S. D'ISCHIA (Abb. 9).

Glossodoris luteorosea (Rapp, 1827)

22, ganzjährig, *Grattatura* und *Posidonienwiesen,* Taucher; 1—50 m, C. POSILLIPO bis C. MISENO, NISIDA, PROCIDA (P. Pizzago) (Abb. 9, 11).

Glossodoris messinensis Ihering, 1880

6, II, VI, VII, 15—55 m, *Grattatura,* Taucher; MERGELLINA bis NISIDA, ISCHIA.

6 neapler Tiere können dieser von IHERING, 1880, an Hand von fixiertem Material beschriebenen und seither vielfach bezweifelten Art — mit Vorbehalt — zugeordnet werden. *G. messinensis* (Abb. 7 stellt eine 40 mm lange Schnecke dar. Bei kleineren Exemplaren ist die weiss-gelbe Mittellinie klarer gezeichnet und dominiert noch stärker) unterscheidet sich nach VON IHERING von allen anderen blauen *Glossodoris*-Arten des nördlichen Mittelmeeres dadurch, dass „auf der Mitte des Mantels ein sehr breites gelbes (evtl. weissliches) Band hinzieht" und an der Seite des Körpers zwischen feineren eine „sehr dicke" weisse Linie verläuft. Median- und Seitenlinie stehen häufig in spitzem Winkel mit weiteren, schmaleren Linien oder Flecken in Verbindung (v. IHERING, 1880; S. 15 f.).

Glossodoris purpura Laurillard, Guérin, 1831

3, IV, IX, XII, 5—25 m, *Grattatura;* NISIDA, C. MISENO.

Glossodoris tricolor (Cantraine, 1841)

17, ganzjährig, 0—20 m, *Grattatura, Posidonienwiesen;* ganzer Golf.

Glossodoris valenciennesi (Cantraine, 1835)

21, ganzjährig, 1—50 m, Taucher; MERGELLINA bis C. MISENO (Abb. 11).

Familie **Dorididae**

Doris derelicta Fischer

2, II, 2—10 m, *Grattatura;* C. POSILLIPO und NISIDA.

Die Bestimmung folgt PRUVOT-FOL (1954). Ein Vergleich mit der Originalbeschreibung war bisher nicht möglich.

Doris ocelligera (Bergh, 1881)

26, ganzjährig, 1—20 m, *Grattatura, Posidonienwiesen;* ganzer Golf.

Doris verrucosa (Linné) Cuvier, 1804

46, ganzjährig, 1—25 m, Maximum 1—5 m, *Grattatura, an Ufersteinen;* MERGELLINA bis C. POSILLIPO (Abb. 11).

Archidoris tuberculata (Cuvier, 1804)

1, IX, 40 m, Taucher; POZZUOLI.

Anisodoris stellifera (v. Ihering) Vayssière, 1904
5, III, VI, XI, 10—45 m, Taucher; S. DI POZZUOLI und C. MISENO.

Peltodoris atromaculata Bergh, 1880 (81)
77, ganzjährig, 5—70 m, *Grattatura*, Taucher und gedredschtes Material; ab NISIDA und C. DI SORRENTO ganzer Aussengolf (Abb. 9, 11, 14, 15).

Familie **Aldisidae**

Aldisa banyuliensis Pruvot-Fol, 1951
5, X—III, 5—20 m, *Grattatura;* NISIDA und C. MISENO.

Familie **Rostangidae**

Rostanga rubra Risso, 1818
13, ganzjährig, 10—60 m, aus sehr verschiedenem Material; Nordküste.

Familie **Diaululidae**

Thordisa filix Pruvot-Fol, 1951
3, I, IV, XI, gedredschtes Material aus Kalkalgengründen; B. PICCOLA.

Familie **Discodorididae**

Discodoris indecora Bergh, 1881
50, IX—II, 2—25 m, *Grattatura;* ganzer Golf.

Discodoris maculosa Bergh, 1884
32, ganzjährig, 1—10 m, *Grattatura*, unter Ufersteinen; MERGELLINA, C. MISENO.

Familie **Kentrodorididae**

Jorunna tomentosa (Cuvier, 1804)
26, ganzjährig, 10—50 m, aus sehr verschiedenem Material; GAIOLA bis C. MISENO, PROCIDA (P. Bove), S. D'ISCHIA.

Familie **?**

Baptodoris cinnabarina Bergh, 1884
1, IX, 60 m, Kalkalgengrund; BOCCA PICCOLA.

B. PHANEROBRANCHIA

Familie **Aegiretidae**

Aegires punctilucens (d'Orbigny, 1837)
30, ganzjährig, 5—75, Maximum tiefer als 40 m, gedredschtes Material; ganzer Golf (Abb. 11).

Aegires leuckarti Vérany, 1852
188, ganzjährig, 1—40 m, *Grattatura, Posidonienwiesen;* ganzer Golf (Abb. 11, 14).

Aegires sublaevis (?) Odhner, 1932
9, ganzjährig, 10—70 m, *Grattatura* und gedredschtes Material: nur Südostküste des Golfes: B. S. CROCE bis B. PICCOLA (Abb. 9).
Die Bestimmung folgt STARMÜHLNER (1952). Obwohl mehrere Exemplare präpariert wurden, konnte über die Identität der Neapler Tiere mit ODHNERS Art keine Klarheit gewonnen werden.

Familie **Polyceridae**

Polycera quadrilineata (O. F. Müller, 1776)
39, ganzjährig, Maximum II—VI, 1—20 m, *Grattatura, Posidonienwiesen,* Uferbefestigung; ganzer Golf, FUSARO (Abb. 11, 14, 15).

Polycera (Greilada) elegans Bergh, 1894
1, VI, 15 m, *Grattatura;* PROCIDA (P. Pizzago)

Polycerella recondita Schmekel, 1965
108, IX—XII, 2—10 m, *Grattatura;* MERGELLINA, ISCHIA (C. romana), FUSARO (Abb. 11, 14).

Limacia clavigera Müller, 1781
6, VII—X, 12—40 m, *Posidonienwiesen* und *Grattatura;* GAIOLA, C. POSILLIPO, C. DI PROCIDA.

Caloplocamus ramosus (Cantraine, 1835)
1, XI, 45 m; GAIOLA.

Crimora papillata Alder und Hancock, 1862
1, II, 15 m; PROCIDA (P. Bove).

Familie **Lamellidorididae**

Lamellidoris depressa (Alder und Hancock, 1842)
8, X—II, 5—45, *Grattatura* und gedredschtes Material; ganzer Golf.

Lamellidoris neapolitana (delle Chiaje, 1841)
3, II—III, VI, 10—20 m, *Grattatura Posidonienwiesen;* PROCIDA (P. Pizzago, C. di Procida).

Lamellidoris albo-nigra Pruvot-Fol, 1951
4, II, IX, 25—80 m, gedredschtes Material; ISCHIA (vor Montana), B. PICCOLA.

Diaphorodoris luteocincta (Sars, 1870), var. *alba* und *reticulata.*
8, XI—IV, 40—50 m, aus *Microcosmus-Grund;* GAIOLA.

Diaphorodoris papillata Portmann und Sandmeier, 1960
1, IX, 7 m, *Posidonienwiesen;* ISCHIA (P. Inglese).

Familie **Goniodorididae**

Goniodoris castanea Alder und Hancock, 1845
41, ganzjährig, 1—45 m, *Posidonienwiesen, Grattatura,* an Ufersteinen; Nordküste, NISIDA, C. DI PROCIDA (Abb. 11, 15).

Okenia amoenula Bergh, 1907
2, VIII und XI, 20 und 75 m, gedredschtes Material aus *Posidonienwiese* und *Kalkalgengrund;* C. DI PROCIDA, B. PICCOLA.
Die Bestimmung folgt MACNAE (1957). Sie bleibt jedoch ungewiss, weil der Vergleich von *O. amoenula* und *O. mediterranea* (v. IHERING, 1886) noch aussteht.

Trapania fusca Lafont, 1874
2, II und X, 15—20 m, *Posidonienwiesen;* C. DI PROCIDA, ISCHIA.

Trapania lineata Haefelfinger, 1960
2, III, 20 m, *Grattatura* und *Posidonienwiesen;* C. MISENO.

POROSTOMATA

Familie **Dendrodorididae**

Dendrodoris grandiflora Rapp, 1827
7, ganzjährig, 5—15 m, Taucher; ganzer Golf.

Dendrodoris limbata Cuvier, 1804
8, ganzjährig, 8—40 m, Taucher; Nordküste, NISIDA, ISCHIA (C. romana).

Unterordnung ARMINACEA

Familie **Arminidae**

Armina tigrina Rafinesque, 1814
1, VI, 50 m, Schlamm; MERGELLINA.

Familie **Janolidae**

Janolus hyalinus (Alder und Hancock, 1845)
2, III, 20 m, *Posidonienwiesen ;* C. di Procida.

Antiopella cristata (delle Chiaje, 1841)
5, ganzjährig, 1—60 m, Taucher, *Grattatura ;* Mergellina, Vervece, Procida (P. Pizzago), Fusaro.

Unterordnung DENDRONOTACEA

Familie **Tritoniidae**

Tritonia cincta Pruvot-Fol, 1945
27, ganzjährig, 10—30 m, *Grattatura, Posidonienwiesen ;* ganzer Golf.
Tritonia lineata Alder and Hancock, 1848
2, I, 45 m; Gaiola.

Tritonia striata Haefelfinger, 1963
33, ganzjährig, 1—30 m, *Grattatura ;* Nordküste selten, Südostküste häufig (Abb. 9, 11).

Tritonia manicata Deshayes 1839/53
92, ganzjährig, 0—20 m, *Grattatura ;* Nordküste, Nisida, Procida (C. di Procida, P. Pizzago, P. Bove). Zur Unterscheidung von *T. manicata* und *T. villafranca* vgl. Haefelfinger (1963) (Abb. 11, 16, 17).

Tritonia villafranca Vayssière, 1901
9, ganzjährig, 2—20 m, *Grattatura ;* Nisida, C. Posillipo, C. Miseno.

Marionia blainvillea Risso, 1818
2, X, 10—15 m; Baia, C. di Procida.

Marionia tethydea delle Chiaje, 1841
8, III—V, XI, 20—70 m, Taucher und gedredschtes Material; Aussengolf: C. Miseno, B. Piccola, Capri (P. Tiberio).

Familie **Dotoidae**

Doto coronata (Gmelin, 1791)
(nach Alder und Hancock, und Trinchese)
203, ganzjährig, Maximum I—III, 1—20 m, *Zostera-Cymodocea-Wiesen*; (Abb. 20, 21) Nordküste.

Doto floridicola Simroth, 1888
10, II—V, 5—15 m, *Posidonienwiesen ;* Nordküste.

Doto pinnatifida (Montagu, 1804)
10, ganzjährig, 5—15 m, *Grattatura* und *Posidonienwiesen;* C. POSILLIPO, NISIDA, PROCIDA (P. Pizzago).

Doto paulinae Trinchese, 1881
25, II—V, 1—30 m, *Grattatura* und *Posidonienwiesen;* ganze Nordküste.

Doto splendida Trinchese, 1881
120, ganzjährig, Maximum II und III, 5—30 m, *Zostera-*, *Cymodocea-* und *Posidonienwiesen:* Nordküste.

Familie **Lomanotidae**

Lomanotus genei Verany, 1846
1, I (Herkunft unbekannt).

Familie **Scyllaeidae**

Scyllaea pelagica (Linné, 1754)
1, X, Wasseroberfläche; MERGELLINA.

Familie **Phylliroidae**

Phylliroe bucephala Péron und Lesseur, 1810
15, V—VI, Wasseroberfläche; Binnengolf.

Familie **Fimbriidae**

Fimbria fimbria (Bohadsch, 1761)
2, III, 30 m, Taucher; C. POSILLIPO.

Familie **Hancockidae**

Hancockia uncinata (Hesse, 1872)
18, IX—III, 5—30 m, *Posidonia*, Nordküste; PROCIDA (C. di Procida), ISCHIA (P. Inglese).

Unterordnung AEOLIDACEA

Familie **Coryphellidae**

Coryphella lineata Lovén, 1844
38, II—V, 10—20 m, *Grattatura;* ganzer Golf.

Coryphella pedata (Montagu, 1815)
285, ganzjährig, 1—50 m, Maximum 10—30 m, *Grattatura;* ganzer Golf (Abb. 11, 18, 19).

Familie **Flabellinidae**

Flabellina affinis (Gmelin, 1791)
168, ganzjährig, Maximum IX—X, 0—40 m, *Grattatura;* ganzer Golf (Abb. 11, 18, 19).

Flabellina ornata (Risbec, 1928; non Angas, 1864)
2, X, 35 m, Taucher; POZZUOLI.
Abbildung der Art bei BABA (1955). Zur Diskussion von *Flabellina ornata* Angas vgl. BURN (u. a. 1962, 1966).

Calmella cavolini (Vérany, 1846)
20, ganzjährig, 0—20 m, *Grattatura;* Nordküste NISIDA, PROCIDA (P. Pizzago), B. S. CROCE.

Calmella sphaerifera Schmekel, 1965
21, IX—III, 5—10 m, *Cymodocea-Wiesen;* MERGELLINA.

Familie **Eubranchidae**

Eubranchus farrani Alder und Hancock, 1844
129, I—VI, 0—20 m, *Cymodocea-Wiesen;* MERGELLINA (Abb. 11, 20, 21).

Capellinia exigua Alder und Hancock, 1848
264, ganzjährig, Maximum II—V, 0—20 m, *Cymodocea-*, *Zostera-* und *Posidonienwiesen;* Nordküste, NISIDA, FUSARO (Abb. 11, 20, 21).

Familie **Pseudovermidae**

Pseudovermis axii Marcus, 1955
2, III, 8 m, Amphioxussand; ISCHIA (P. Inglese).

Familie **Cuthonidae**

Trinchesia coerulea (Montagu, 1804)
143, ganzjährig, 0—50 m, Maximum 1—25 m, *Grattatura* und *Posidonienwiesen;* ganzer Golf (Abb. 11, 16, 17).

Trinchesia foliata (Forbes und Goodsir, 1839)
70, ganzjährig, 2—30 m, *Grattatura, Posidonienwiesen;* ganzer Golf (Abb. 16, 17).

Trinchesia granosa Schmekel, 1965
300 und mehr, ganzjährig, 4—5 m, *Paguriden-Assoziationen;* MERGELLINA bis POZZUOLI.

Trinchesia occelata Schmekel, 1965
33, ganzjährig, 1—20 m, *Grattatura;* NISIDA, C. DI PROCIDA, C. MISENO, ISCHIA (Castello).

Familie **Tergipedae**

Tergipes despectus (Johnston, 1838)
112, I—V, 0—10 m, *Cymodocea-Wiesen* und *Grattatura;* MERGELLINA bis GAIOLA (Abb. 20, 21).

Embletonia faurei Labbé, 1923
25, ganzjährig, 15—75 m, gedredschtes Material aus Geröllgründen und Posidonienwiesen; ganzer Golf (Abb. 8). (Zur Nomenklatur vgl. Delamare-Deboutteville 1960).

Embletonia pulchra Alder und Hancock, 1851
1, VI, 40 m; POZZUOLI.

Tenellia ventilabrum (Dalyell, 1855)
6, ganzjährig, 1—10 m, *Paguriden-Assoziationen;* Nordküste.

Familie **Calmidae**

Calma glaucoides Alder und Hancock, 1855
6, ganzjährig, 45—75 m, gedredschtes Material; ganzer Golf.

Familie **Fionidae**

Fiona pinnata Eschscholtz, 1831
33, II—V, an LEPAS an der Oberfläche treibend; Binnengolf.

Familie **Facelinidae**

Facelina drummondi (Thompson, 1843)
3, III—V, 20 m, *Posidonia;* C. POSILLIPO.

Facelina (Acanthopsole) fusca Schmekel, 1966
30, ganzjährig, 5—25 m, *Grattatura* und *Posidonienwiesen;* ganzer Golf.

Facelina (Acanthopsole) rubrovittata A. Costa, 1866
24, ganzjährig, 0—20 m, *Posidonia* und *Grattatura;* ganzer Golf (Abb. 8).

Facelina punctata (Alder und Hancock, 1845)
24, ganzjährig, 10—50 m, *Posidonienwiesen* und *Grattatura;* Nordküste (Abb. 11).

Antonietta luteorufa Schmekel, 1966
6, ganzjährig, 10—20 m, *Paguriden-Assoziationen;* C. POSILLIPO, GAIOLA, C. DI PROCIDA.

Familie **Favorinidae**

Favorinus branchialis (Rathke, 1806)
209, ganzjährig, 1—30 m, auf Opisthobranchierlaich; Nordküste, NISIDA, PROCIDA, FUSARO (Abb. 11, 16, 17).

Cratena peregrina (Gmelin, 1791)
108, ganzjährig, 1—30 m, *Grattatura;* ganzer Golf (Abb. 11, 18, 19). (Zur Nomenklatur vgl. HAEFELFINGER, 1961; SCHMEKEL, 1967.)

Caloria maculata Trinchese, 1888
7, ganzjährig, 10—55 m, *Grattatura;* MERGELLINA bis NISIDA. (Zur Nomenklatur vgl. HAEFELFINGER, 1960.)

Dicata odhneri Schmekel, 1967
5, ganzjährig, 15—45 m, *Posidonienwiesen* und Geröllgründe; POSILLIPO, GAIOLA, C. DI PROCIDA.

Familie **Aeolididae**

Aeolidiella alderi (Cocks) (?)
3, X—II, 10—20 m, *Posidonienwiesen* und *Grattatura;* Nordküste.

Aeolidiella takanosimensis Baba, 1949
4, IX, 1 m, *Grattatura;* C. MISENO.

Berghia verrucicornis A. Costa, 1867
40, ganzjährig, 1—20 m, *Grattatura;* Nordküste. (Zur Nomenklatur vgl. TARDY, 1962).

Spurilla neapolitana (delle Chiaje, 1823)
210, ganzjährig, Maximum im November, 1—20 m, *Grattatura, Zostera-, Cymodocea-* und *Posidonienwiesen;* Nordküste, ISCHIA (P. Inglese), FUSARO (Abb. 8, 18, 19).

Limenandra nodosa Haefelfinger und Stamm, 1958
26, IX—XI, 1—20 m, *Grattatura*, *Zostera-*, *Cymodocea-* und *Posidonienwiesen ;* C. Miseno, Ischia (P. Inglese).

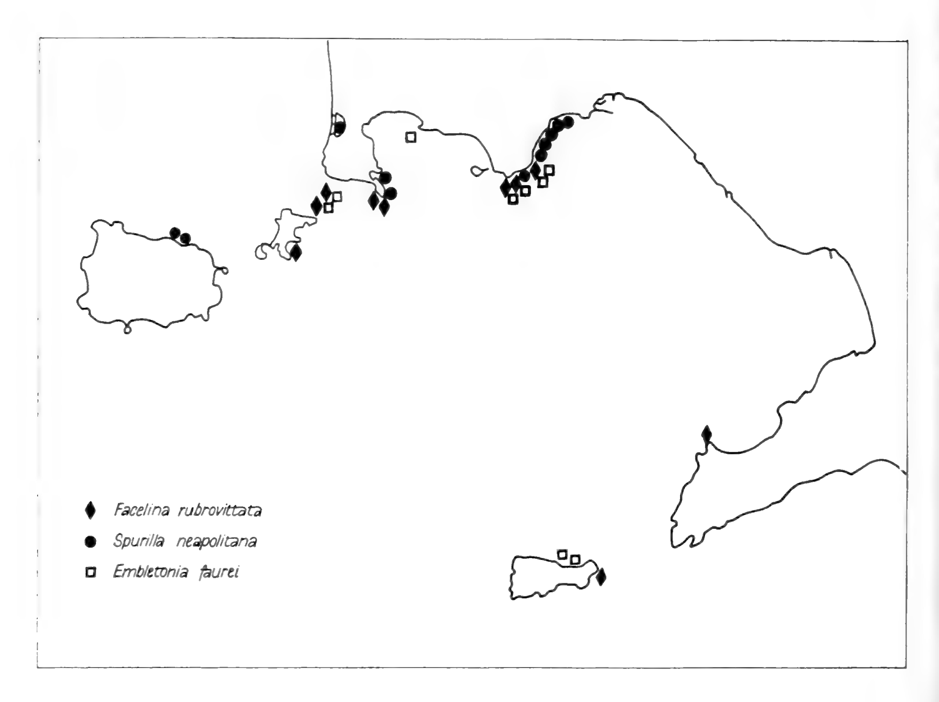
DISKUSSION

Nach den bisherigen Fängen kommen im Golf von Neapel 20 Ascoglossen-, 7 Notaspiden- und 94 Nudibranchierarten vor. 47 Arten davon wurden für Neapel zum ersten Mal nachgewiesen, darunter drei Arten, die für das Mittelmeer neu sind: *Aeolidiella takanosimensis* und *Facelina* ornata aus dem Pazifik, sowie *Tritonia lineata* aus dem Atlantik — und sieben in den vergangenen Jahren neu beschriebene Arten (Schmekel, 1965—1967). Bisher nicht bestimmbare Arten wurden nicht berücksichtigt. Mit ihnen erhöht sich die augenblickliche Zahl noch um 12.

Als *incertae sedis* führt Pruvot-Fol (1954) *Lobifera cristallina*, *Bosellia mimetica*, *Placida viridis* und *Placida cremoniana*. Alle vier Arten wurden wiedergefunden (Portmann, 1958 a und b).

Die beiden neuesten Faunenlisten für Opisthobranchier des westlichen Mittelmeeres stammen von Haefelfinger (alle Ordnungen Villefranche-sur-Mer, 1960) und Sordi und Majidi (*Ascoglossa* und *Nudibranchia ;* Livorno, 1957. Eine weitere Liste: Wirz-Mangold und Wyss, 1958, Banyuls-sur-Mer, kann hier nicht mitverwertet werden, da Eigenfänge der Autoren und Literaturzitate darin nicht getrennt werden). Von den Haefelfingerschen Arten fehlen in Neapel bisher: *Trapania maculata*, *Trinchesia amoena*, *Trinchesia leopardina*, *Facelina quadrofagesi* und *Facelinopsis marioni ;* von Sordi und Majidi: *Glossodoris coelestis*, *Polycera dubia*, evtl. *Trinchesia amoena* und *T. aurantia*. Es ist damit für 12 Ascoglossen und 28 Nudibranchierarten eine Verbreitung von Livorno bis Neapel und für 15 Ascoglossen- und 50 Nudibranchierarten eine Verbreitung von Villefranche bis Neapel nach 1957 nachgewiesen worden.

Unsere Liste bringt, was die grösseren und noch mit unbewaffnetem Auge gut erkennbaren Arten anbelangt wenig neue Daten gegenüber Costa (1866—1869) und Mazzarelli (1902, 1903). Dagegen sind die neuen Angaben zahlreich, soweit sie die kleinen Arten betreffen. Bis auf *Tylodinella* und *Okenia elegans* fehlt keine der von Mazzarelli geführten und sicher einander nicht synonymen Arten in den Fängen der letzten Jahre. Von Costas Beschreibungen bleiben vier Arten ungewiss: *Hermaea orbicularis*, *Eolis sacchiana*, *Alderia comosa* und *Flabellina inornata*. Sie sind bis heute auch an anderen Orten des Mittelmeeres nicht wiedergefunden worden (Pruvot-Fol, 1954). Eine qualitative Änderung des Artbestandes hat also trotz der Industrialisierung der neueren Zeit, — Neapel ist zudem heute nicht nur Passagier- und Handelshafen, sondern auch bedeutender Militär- und Ölhafen, — für den ganzen Golf nicht stattgefunden.



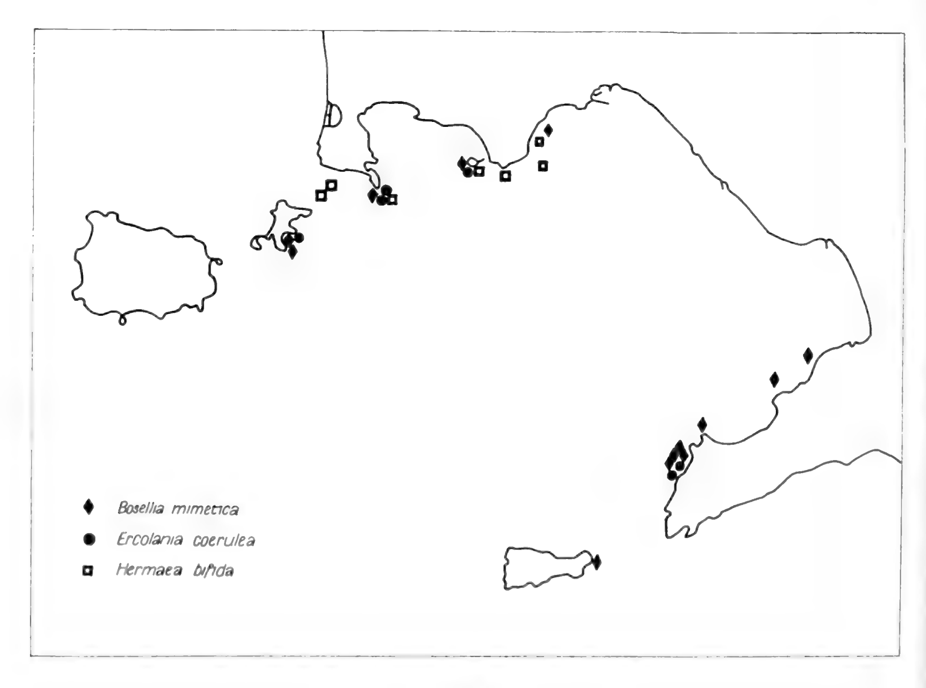


ABB. 8.

Lokale Verbreitung einiger Arten

♦ Glossodoris luteorosea
● Aegires sublaevis
□ Glossodoris krohni

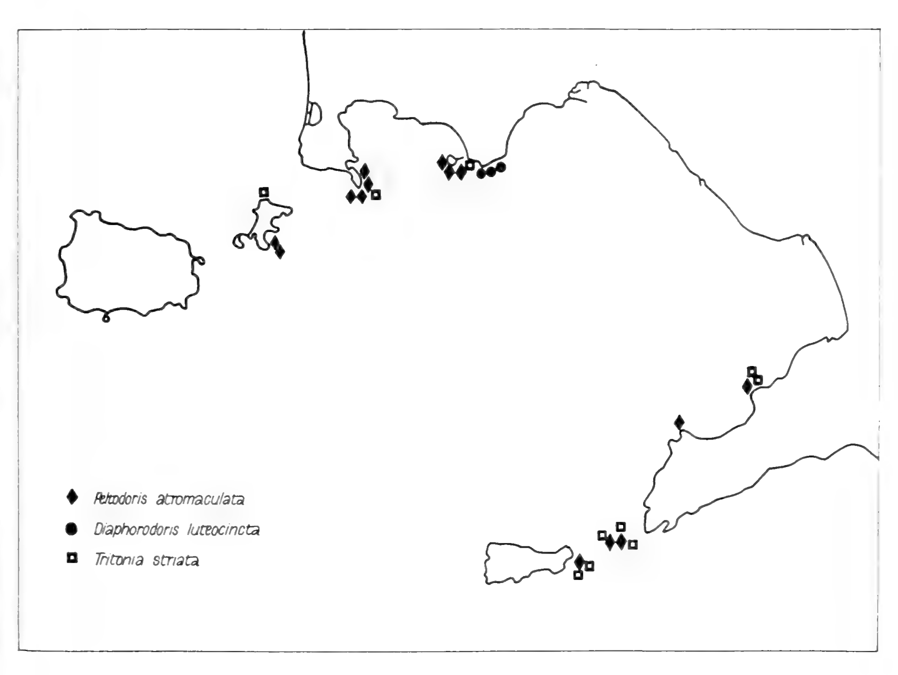


Abb. 9.

Vgl. Abb. 8.

Lokale Verbreitung

Mazzarelli gibt zahlreiche Ortsangaben für seine Fänge. Sie stimmen mit unseren Daten weithin überein. Nur wenige Arten fehlen gegenüber 1903 heute in der stadtnahen Zone, so *Lobifera*[1] und *Lomanotus*.

Diejenigen Arten, die heute in den stadtnahen Golfteilen nicht oder nur ausnahmsweise vorkommen, sich aber am C. Miseno, im Canale di Procida, bei Procida, Ischia und Capri regelmässig finden, dürften an die Wasserreinheit hohe Ansprüche stellen, wobei nicht zu entscheiden ist, ob sie selbst oder ihre Nahrung diese Forderung stellen.

Hierher zählen:

> *Elysia timida*, *Thuridilla*, *Lobifera*, *Ercolania coerulea* (Abb. 8), *Peltodoris* (Abb. 9), *Aegires sublaevis* (Abb. 9), *Lamellidoris neapolitana*, *Okenia amoenula*, *Tritonia striata* (Abb. 9), *Marionia tethydea*, *Hancockia*, *Calmella cavolini*.

Andere Arten finden wir bis dicht vor und in das Hafenbecken von Mergellina (Fischerhafen) hinein:

> *Berthella plumula*, *Lobiger*, *Elysia viridis*, *Caliphylla*, *Stiliger*, *Hermaea bifida* (Abb. 8), alle *Placidaarten*, *Hermaeopsis*, *Ercolania viridis*, *Doris verrucosa*, *Aegires leuckarti*, *Discodoris maculosa*, *Diaphorodoris luteocincta*, *Goniodoris*, *Polycera*, *Polycerella*, *Doto coronata*, *Coryphella*, *Flabellina*, *Eubranchus farrani*, *Tergipes*, *Capellinia*, *Trinchesia granosa*, *Cratena peregrina*, *Favorinus*, *Spurilla* (Abb. 8), *Berghia*, *Limenandra*.

Sieht man vom stadtnahen Bezirk ab, vergleicht Nordküste, Südostküste und die Inseln miteinander, so scheinen die meisten Arten im ganzen Golf vorzukommen (z. B. *Bosellia* (Abb. 8), *Facelina rubrovittata* (Abb. 8), *Embletonia faurei* (Abb. 8), *Peltodoris atromaculata* (Abb. 9)). Markante Ausnahmen für die Fänge 1963 bis 1967 sind auf Abb. 8 dargestellt *(Tritonia striata, Aegires sublaevis, Glossodoris krohnii und G. luteorosea)*.

Die meisten Arten sind postlarval vagile Bewohner der Hartböden und des Phytals (im Sinne von Remane, 1940), die — selbst durchweg euryök — je nach dem Vorkommen ihres Futtertieres (Tab. I) oder ihrer Futterpflanze (Tab. I) lockere oder engere Bindungen an bestimmte Assoziationen besitzen. Die folgende Zusammenstellung versucht eine knappe Übersicht über Biotop und Assoziationen zu bringen, in denen die wichtigsten Arten vorkommen. Sie kann

[1] Im folgenden wird nur der Gattungsname verwendet, wenn von der betreffenden Gattung im Golf nur eine Art vorkommt oder wenn das Gesagte für alle vorkommenden Arten gilt.

wegen der zahllosen Überschneidungen nur ein stark vergröbertes Bild der wirklichen Lage geben (vgl. Abb. 10 und Ortsangaben der Liste).

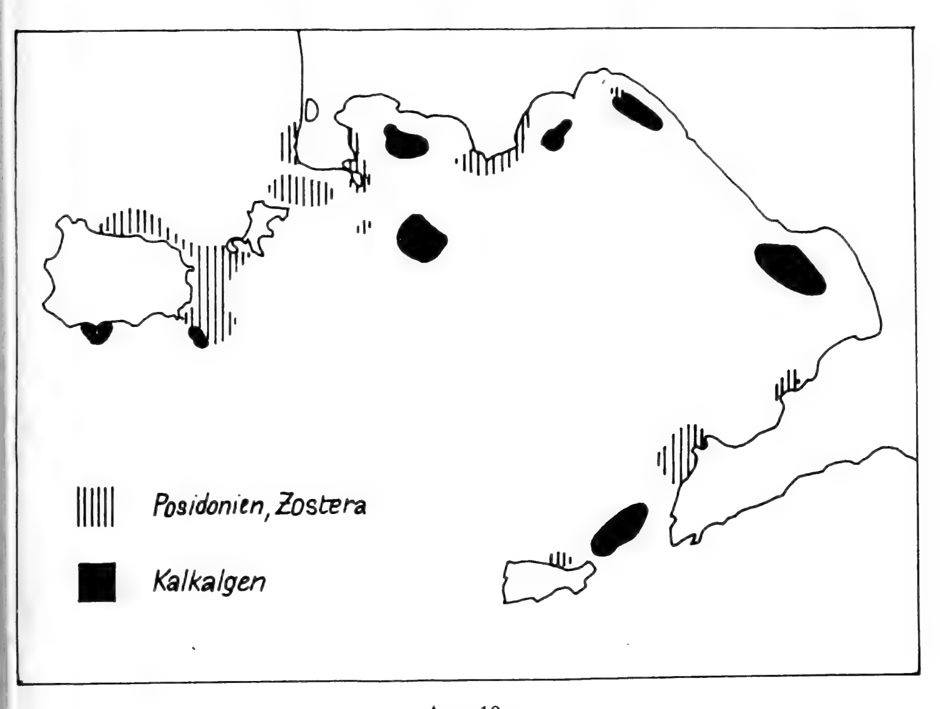


ABB. 10.
Posidonien-, Zostera- und Kalkalgenvorkommen
(umgezeichnet nach FUNK, 1927; PURI, BONADUCE und MALLOY, 1964)

) Weichböden, Wiesenformationen

a) der Sandböden, *Posidonia :*

Hermaeopsis, Glossodoris gracilis, G. luteorosea, und G. tricolor, Doris ocelligera, Aegires leuckarti, Polycera quadrilineata, Lamellidoris neapolitana, Goniodoris, Doto pinnatifida, O. splendida, Hancockia, Trinchesia coerulea, T. foliata, Embletonia faurei, Facelina rubrovittata, F. punctata, Favorinus, Dicata.

b) der Schlammböden, *Cymodocea-Zostera-Caulerpa :*

Oxynoe, Lobiger, Doto coronata, D. paulinae, Calmella sphaerifera, Tergipes, Eubranchus, Capellinia.

c) sowohl in *Posidonien-* als auch in *Cymodocea-Zostera-Wiesen :*

Elysia viridis, Hermaea bifida, Placida, Ercolania viridis, Spurilla, Limenandra.

II) Fels

a) Grün- und Rotalgenassoziationen des oberen Sublitorals bis 20 m:

Elysia, Caliphylla, Ercolania coerulea, Hermaeopsis, Hermaea bifida, Bosellia, Placida.

b) Cnidarier- und *Bryozoen*-Assoziationen des oberen und mittleren Sublitorals:

Hydropolypen : Coryphella, Flabellina, Facelina, Cratena, Trinchesia coerulea, T. foliata, T. ocellata.
Anthozoen : Spurilla, Limenandra, Berghia, Aeolidiella, Tritonia.
Bryozoen : Antiopella, Polycera, Polycerella.

c) Poriferen-Ascidien-Assoziationen des oberen, mittleren und tiefen Sublitorals:

Glossodoris, Doris, Archidoris, Discodoris, Peltodoris, Jorunna, Aegires, Goniodoris.

III) Geröllgründe (Kalkalgen):

Aegires punctilucens und A. sublaevis, Anisodoris, Baptodoris, Rostanga, Lamellidoris albo-nigra und L. depressa, Marionia tethydea, Embletonia faurei. Epizoisch auf *Paguriden : Antonietta und Trinchesia granosa.*

Lago Fusaro

Die Fauna des LAGO FUSARO (Abb. 1) wurde in die Liste für den Golf von Neapel aufgenommen, gehört im strengen Sinne jedoch nicht mehr dazu — und soll hier kurz gesondert betrachtet werden. Der LAGO FUSARO ist eine maximal 6 m tiefe Lagune westlich von Neapel, die durch drei schmale Kanäle mit dem offenen Thyrennischen Meer verbunden ist. Sie dient heute der MYTILUS-Zucht. Ihr ruhiges Wasser unterscheidet sich durch grössere Schwankungen von Salinität, Temperatur, Sauerstoff und Nährstoffen vom Wasser des Golfes. In regenreichen Monaten kann die Salinität in 2 m Tiefe bis 35‰ sinken, in heissen Sommermonaten oberflächlich leicht über die des Meeres ansteigen. Temperaturen schwanken an der Oberfläche von 6° C im Winter bis 29° C im Sommer, in 2 m Tiefe noch von 7° C bis 28° C (Abb. 3; Daten nach SACCHI, C. und A. RENZONI, 1962).

Im Lago Fusaro kommen alle nicht gegen Wasserverschmutzung empfindlichen Arten des Golfes vor, die Algen, Bryozoen oder Actinien fressen. Einige von ihnen sind auch im Golf Oberflächenformen, andere können dort erheblich tiefer gehen:

Elysia viridis, Placida dendritica, P. viridis, Ercolania viridis, Stiliger Limapontia, Polycera, Polycerella, Antiopella cristata, Spurilla.

Tiefenverteilung

Für alle Arten, die in mehr als 50 Exemplaren gefangen wurden, legten wir Kurven über die Fangzahl und die Tiefenverteilung im Jahresverlauf an. Bei allen so getesteten Arten erwies sich die Tiefenverteilung das Jahr hindurch bleichbleibend, d. h. jahreszeitliche Wanderungen Oberfläche—Tiefe sind nicht zu beobachten. Auch tageszeitliche Vertikalwanderungen fehlen nach den bisherigen Befunden bei den nicht schwimmenden Arten.

Die Tiefe, in der eine Art auftritt, hängt vor allem vom Futter ab (Tab. I und Abb. 11):

Die algenfressenden Ascoglossen sind an die obere euphotische Stufe (Friedrich, 1965) gebunden und unterhalb von 20 m nicht mehr zu finden (Abb. 11, oberste Spalte).

Schwammfressende Doridier (Abb. 11, 2. und 3. Spalte von oben) gehen wesentlicher tiefer. Kommt ihr Nahrungsschwamm jedoch überwiegend an der Oberfläche vor, so sind sie auch an diese gebunden wie die *Halichondria* fressende *Doris verrucosa. Aegires leuckarti* weist die höchsten Fangziffern zwischen 15 m und 25 m auf. Vom *Aegires punctilucens* dagegen sind reichere Fänge im Golf erst unterhalb von 30 m möglich. *Aegires punctilucens* kommt im Atlantik (eigene Fänge Roscoff, 1966) in der Gezeitenzone vor. Leider wissen wir über die Nahrung beider Arten nichts Präzises. *A. leuckarti* frisst einen für mich nicht näher bestimmbaren Leucosoleniiden, den *A. punctilucens* bisher abgelehnt hat.

Tritonia manicata und *T. striata* unterscheiden sich wie die *Aegires*-Arten deutlich in ihrer Tiefenverteilung: T. manicata hat das Fangmaximum bei 10 m, T. striata bei 25 m. *T. manicata* frisst oberflächennahe *Cornularia* — *T. striata Paralcyonium elegans.*

Die meisten *Goniodoris* Exemplare fingen wir zwischen 15 und 25 m, der Tiefe der meisten Posidonienbestände des Golfes. *Goniodoris castanea* frisst *Botryllus*, der sich gerne auf den Posidonienblättern und Wurzeln ansiedelt.

Polycera findet sich zwischen 0 und 30 m beständig. Das Fangmaximum zwischen 0 und 5 m beruht auf reichen Fängen in den Sommermonaten im Lago Fusaro und ist nur beschränkt auf den freien Golf zu übertragen. Entsprechendes gilt für das Oberflächenmaximum von *Favorinus. Favorinus* frisst Opisthobranchierlaich, — der in den Frühsommermonaten in dem nur 6 m tiefen Lago Fusaro oft massenweise vorkommt.

Unter den Hydroiden fressenden Arten hebt sich die *Obelia*-Gruppe (*Doto Tergipes, Capellinia, Eubranchus;* Abb. 11, 2. Spalte von unten) mit Fang-Maxima zwischen 5 und 15 m — und die *Eudendrium-Sertularella*-Gruppe (Abb. 11 unterste Spalte) mit Fang-Maxima zwischen 15 und 25 m deutlich heraus. *Facelina punctata* frisst im Labor die gleichen *Eudendrium*arten wie *Flabellina, Cory-*

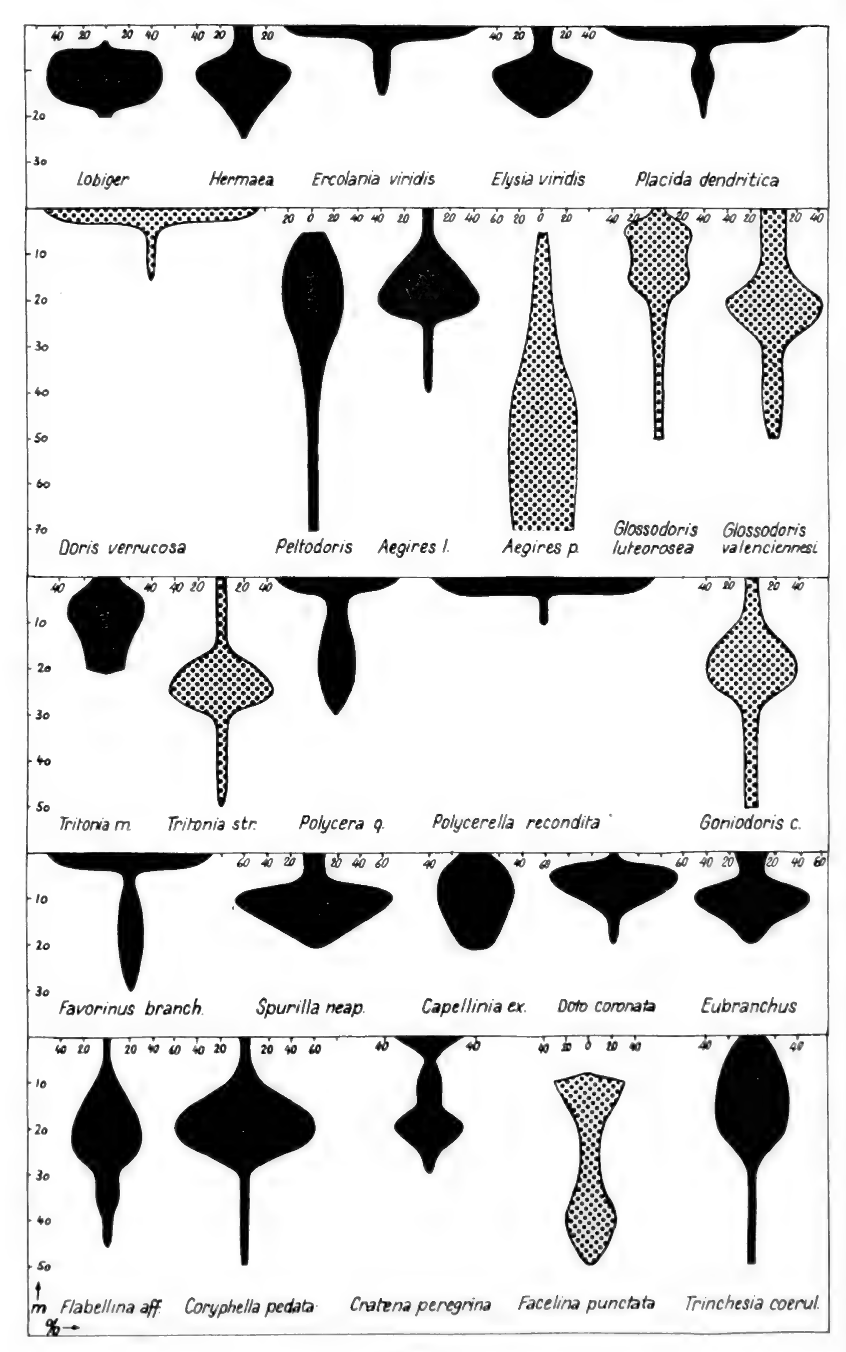


ABB. 11.

Tiefenverteilung (Ordinate) in Prozent der Gesamtfänge (Abzisse).
Schwarz = mehr als 50 Exemplare; punktiert = weniger als 50 Exemplare.

phella und *Cratena*, kommt im Freien aber tiefer vor als die drei anderen Arten. Vielleicht ist dort ihre Vorzugsnahrung eine andere als die der drei übrigen.

Unsere Versuche, welche Arten Nahrungsspezialisten sind, welche sich auf mehreren Nahrungsarten und -gattungen halten lassen, stehen am Anfang. *Elysia timida*, *Ercolania coerulea*, *Bosellia mimetica*, *Polycerella recondita*, *Trinchesia granosa*, *Antonietta luteorufa*, *Trinchesia ocellata*, *Caloria*, *Tritonia manicata und T. striata* sind eng auf eine Futter-Gattung, evtl. Art beschränkt. *Elysia viridis* und *Placida dendritica* dagegen fressen *Bryopsis*, *Codium* und *Cladophora*, — *Spurilla neapolitana* frisst *Aiptasia*, *Anemone sulcata*, *Bunodeopsis* etc., — *Polycera* frisst *Bugula*, *Bowerbankia*, *Cellaria*, etc. — *Tenellia* frisst *Obelia* und *Podocoryne*. Erst die genaue Kenntnis der Nahrungsspezialisation wird zeigen, wieweit die Tiefenmaxima nahrungsbedingt, wieweit sie auf andere Einflüsse zurückgehen (Licht, Wasserbewegung. Die Temperatur darf wegen der gleichbleibenden Tiefenverbreitung das Jahr hindurch vorerst ausgeschlossen werden) oder angeboren artcharakteristisch sind.

Jahresrythmus

A) Populationszyklus

Die Frage, was umweltbedingt und was umweltunabhängig dem Eigenrythmus der Art entspricht, gilt in noch höherem Masse für die jahreszeitliche Zunahme der Fangzahlen (Abb. 12 bis Abb. 21). Wo ihre Zunahme eine klare Korrelation zum Anwachsen der Körpergrösse im Jahresrythmus erkennen lässt, darf auf einen entsprechenden Jahreszyklus der Art geschlossen werden. Das ist in Neapel eindeutig so nur bei *Polycera*, *Doris verrucosa* und *Goniodoris castanea* (Abb. 14, 15), bedingt bei *Spurilla* (Abb. 18, 19). Bei allen anderen untersuchten Arten verteilen sich grosse und kleine Fänge unregelmässig über das ganze Jahr oder die Anwesenheitsperiode. Dennoch zeigen viele dieser Arten — genau wie *Polycera* und *Goniodoris* — eine markante jahreszeitliche Zunahme der Fangzahlen, eine Zunahme die folglich ein reines Populationsmaximum darstellt und als gesonderte Erscheinung unabhängig vom Individualzyklus der Art betrachtet werden muss. Das Populationsmaximum kann sich Jahr um Jahr wiederholen, aber auch, — trotz, soweit verfolgbar — normalen Futterangebotes ausbleiben (*Doto coronata*: 1965 massenweises Auftreten, Abb. 21; 1966 nur 4 Exemplare; LOBIGER: vgl. Abb. 13). Eine allgemeine Beziehung zwischen Futterangebot und Populationsmaximum lässt sich nicht aufstellen. Es muss von Art zu Art differenziert werden:

Bei *Elysia timida* und *Polycerella* (vgl. Liste und Abb. 14) ist das Maximum direkt abhängig vom Auftreten und Verschwinden der Hauptnahrung: *Acetabularia* und *Zoobotryon*. Ob einzelne Elysien auf den verbleibenden basalen

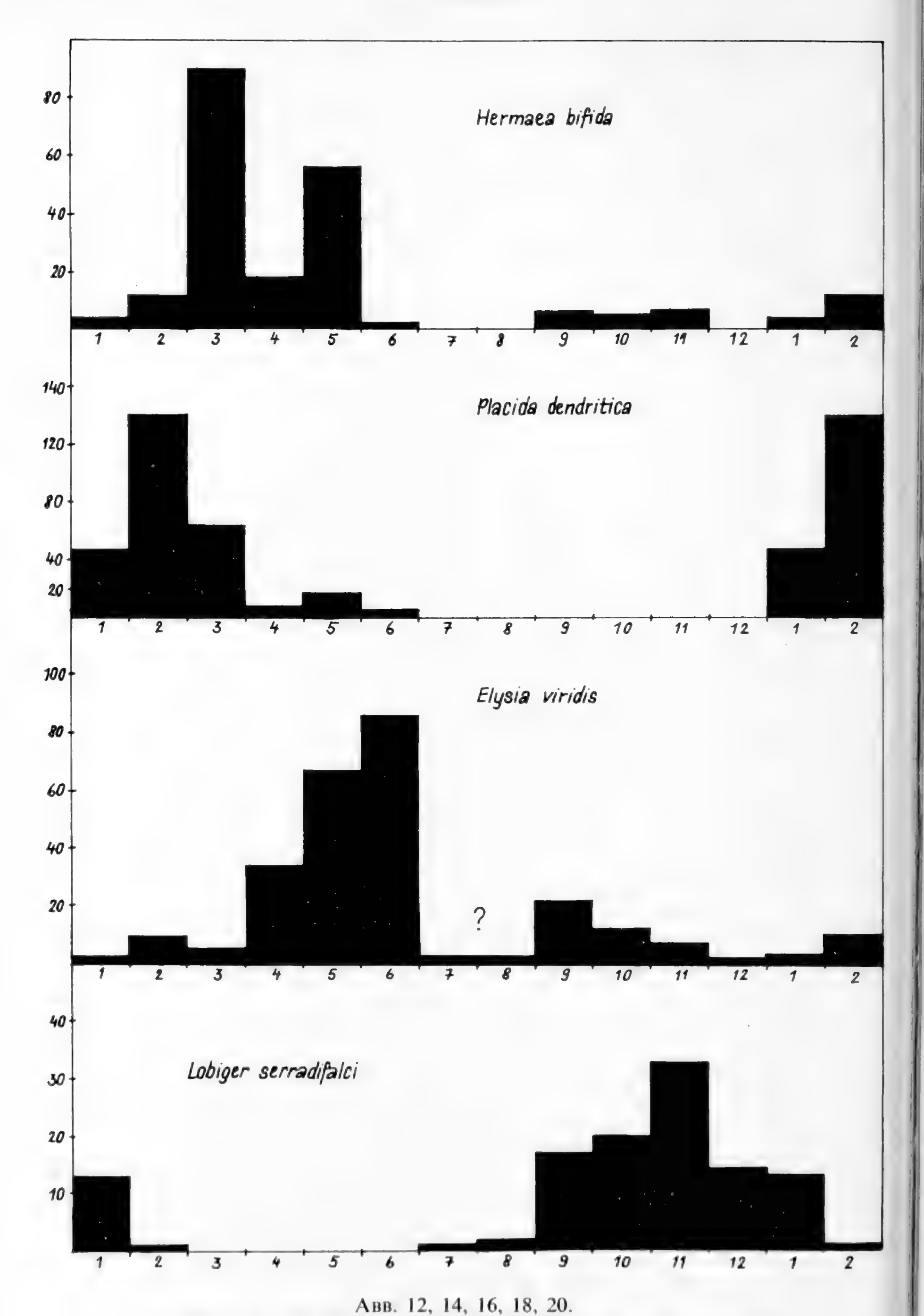


ABB. 12, 14, 16, 18, 20.
Monatliche Verteilung der Fänge für die Jahre 1964, 1965 und 1966.
Ordinate = Anzahl der Exemplare, Abzisse = Monate.

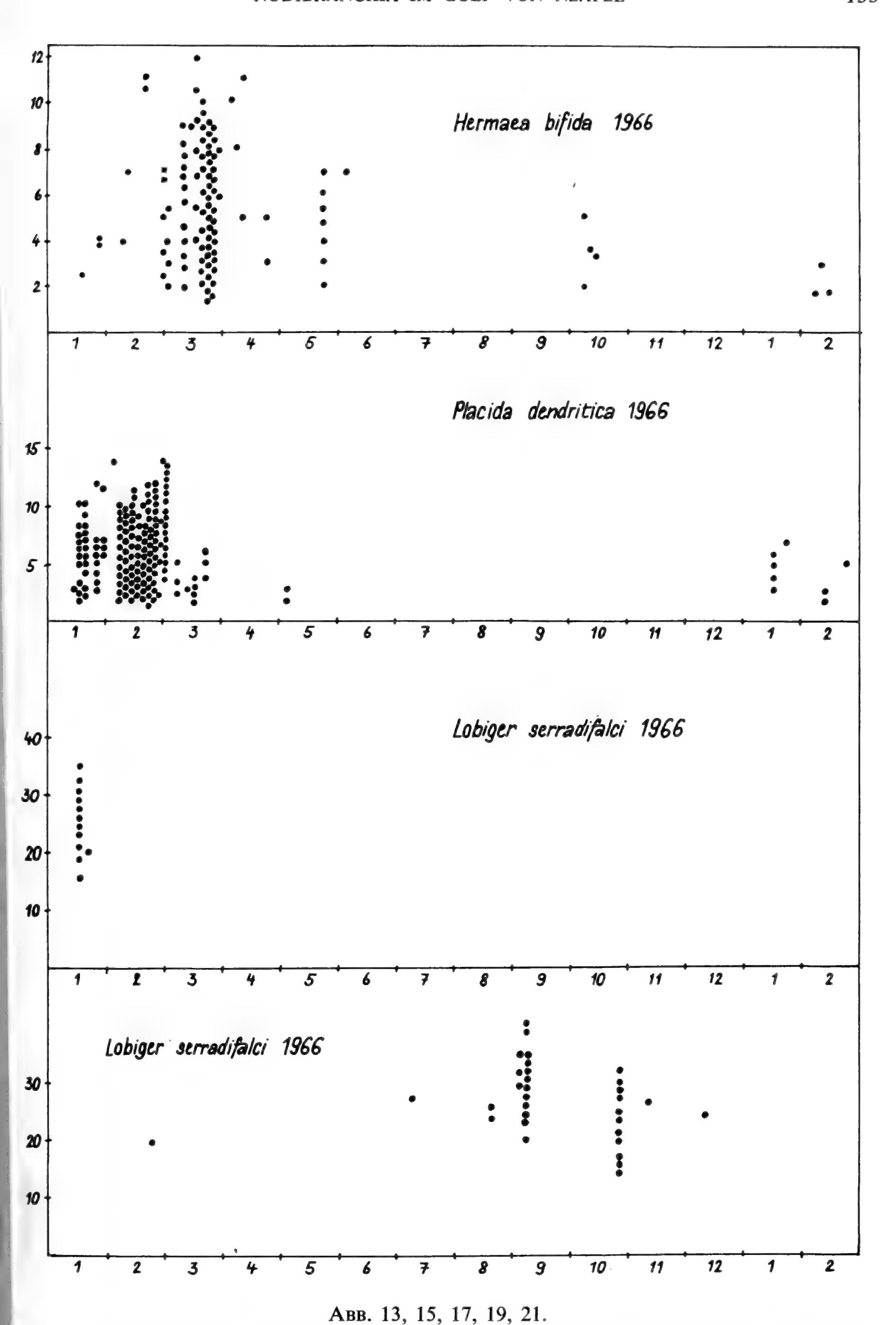


ABB. 13, 15, 17, 19, 21.

..örperlänge im Jahreslauf. Da durch Summierung der Ergebnisse für mehrere Jahre hier leicht n falsches Bild entsteht, wurden jeweils nur die Befunde eines Jahres dargestellt. Ausnahmen ıachen *Peltodoris* (alle Fänge) und *Goniodoris* (Fänge 1964-1966). Zum Verhältnis von Fangzahl und Körperlänge vgl. jeweils Abb. 12 und 13, Abb. 14 und 15 etc. Ordinate = Körperlänge in mm, Abzisse = Monate.

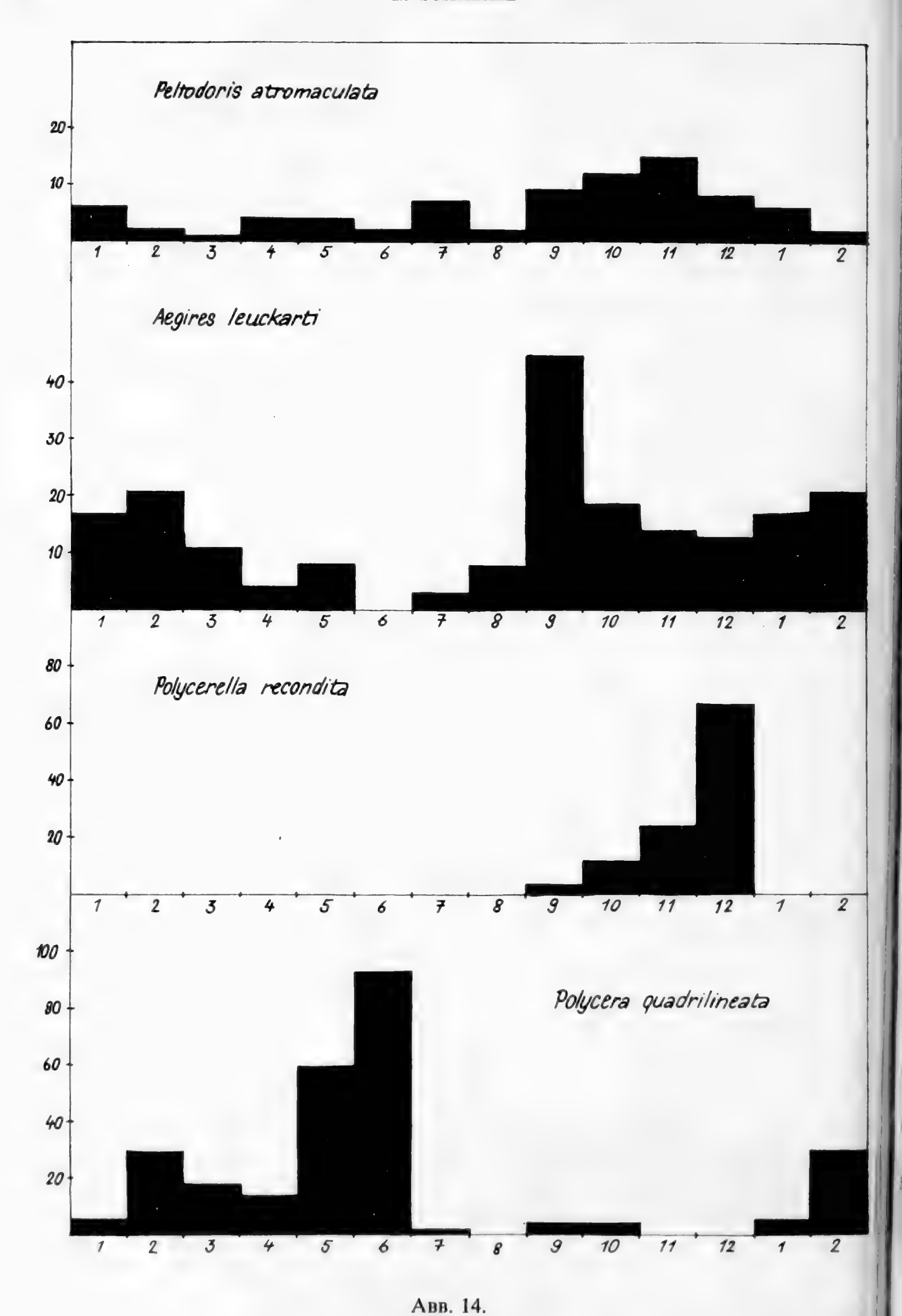


ABB. 14.

vgl. Abb. 12.

Ordinate = Anzahl der Exemplare, Abzisse = Monate.

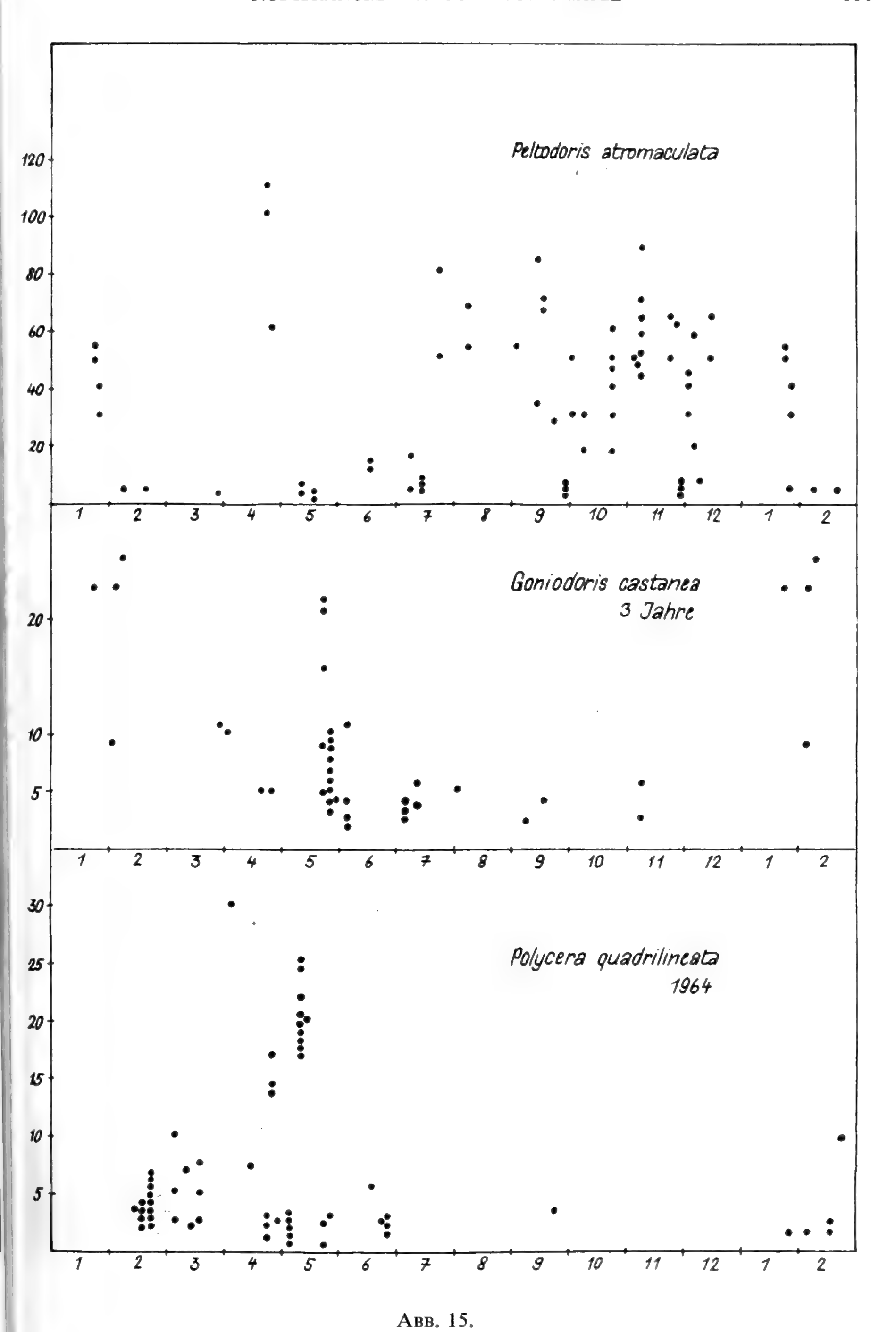


ABB. 15.

vgl. Abb. 13.
Ordinate = Körperlänge in mm, Abzisse = Monate.

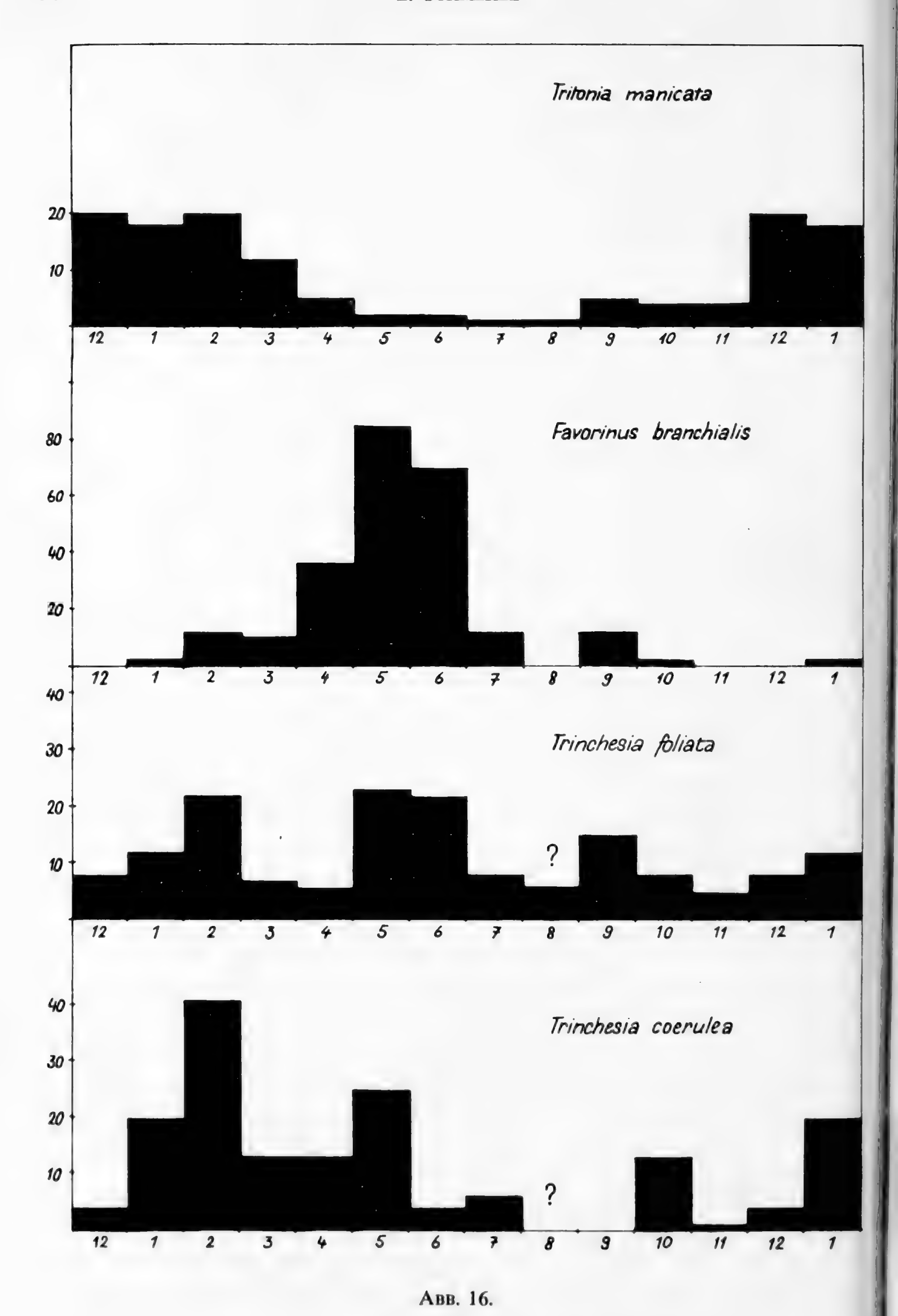


Abb. 16.

vgl. Abb. 12.
Ordinate = Anzahl der Exemplare, Abzisse = Monate.

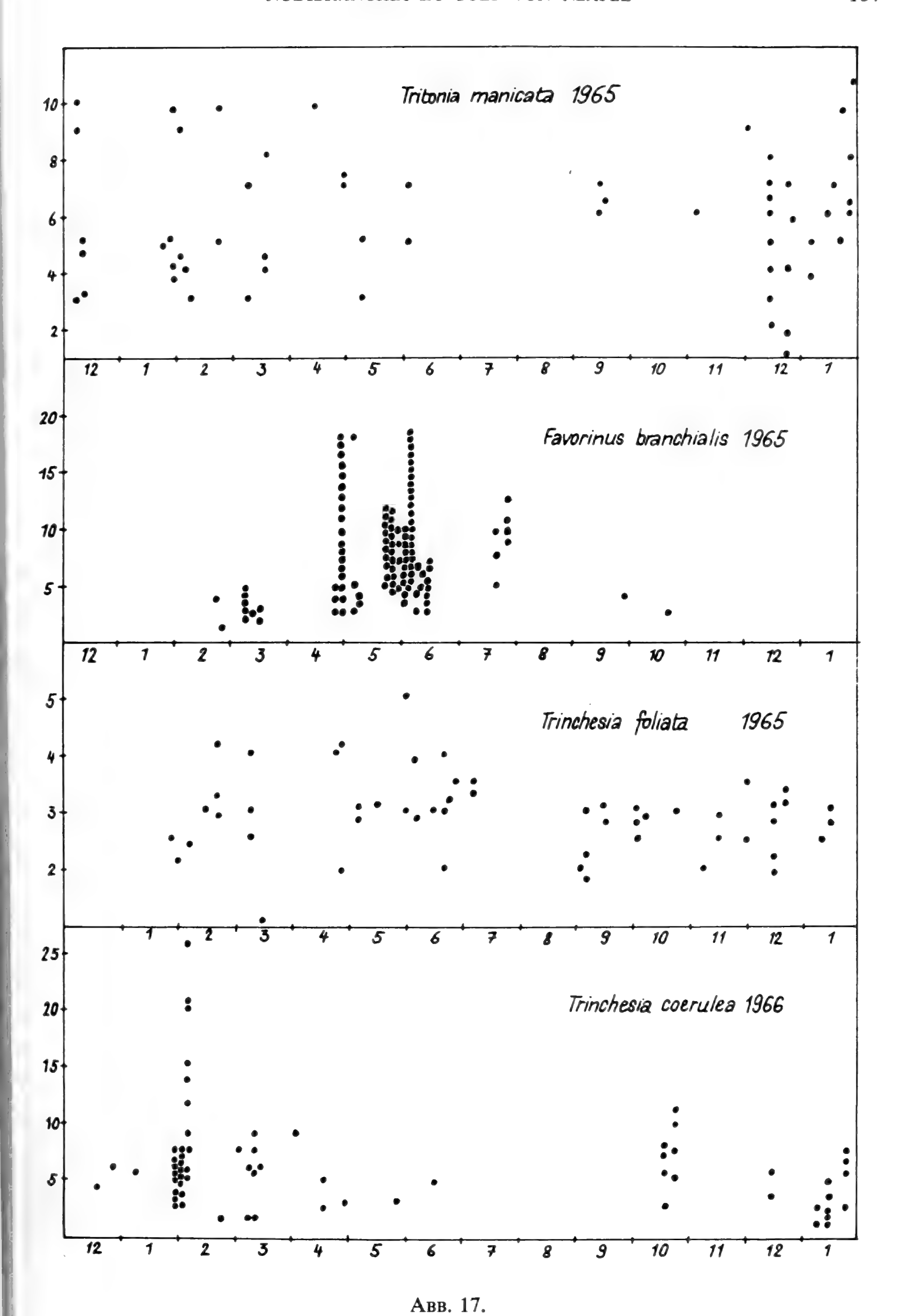


ABB. 17.

vgl. Abb. 13.

Ordinate = Körperlänge in mm, Abzisse = Monate.

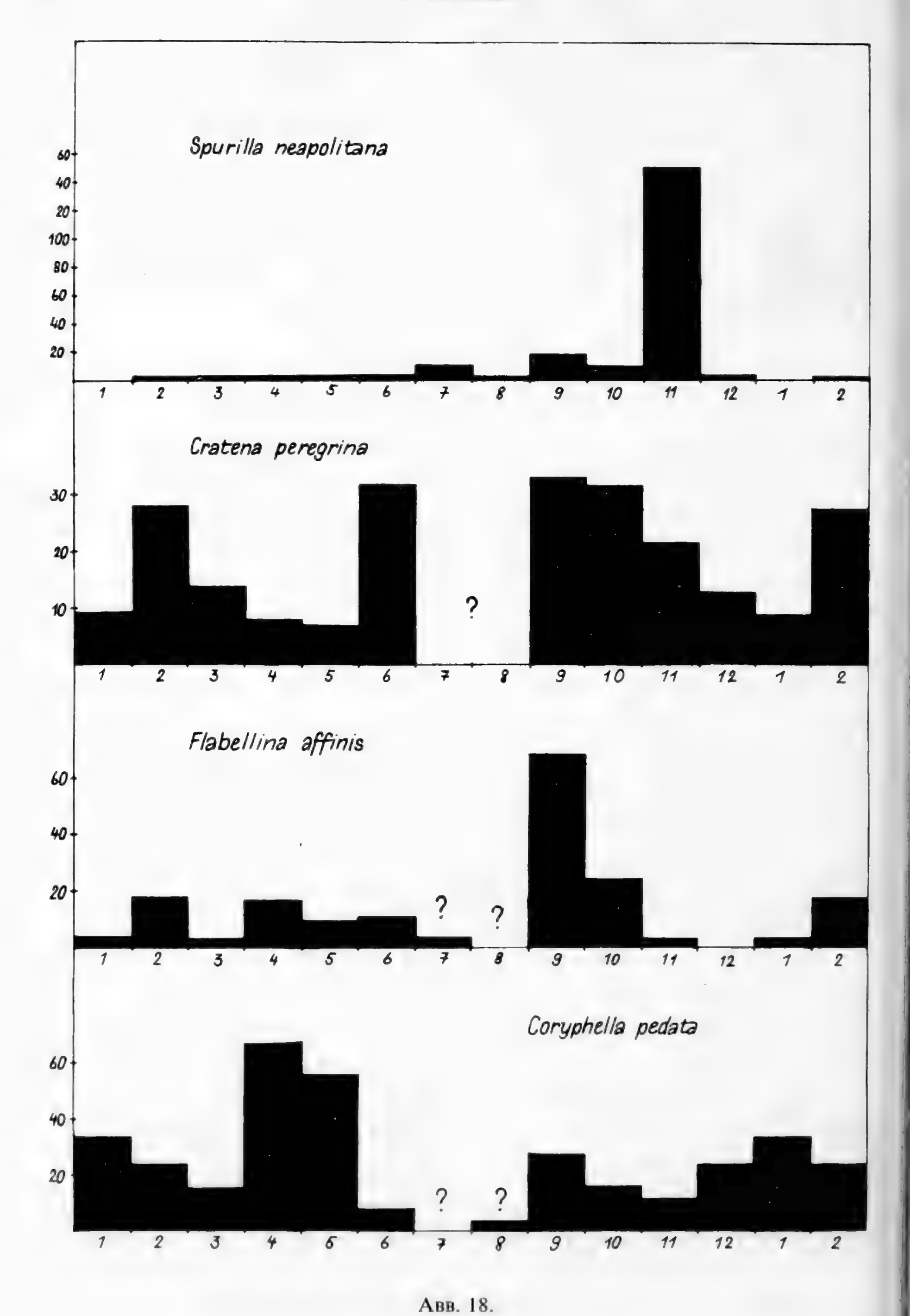


ABB. 18.

vgl. Abb. 12.

Ordinate = Anzahl der Exemplare, Abzisse = Monate.

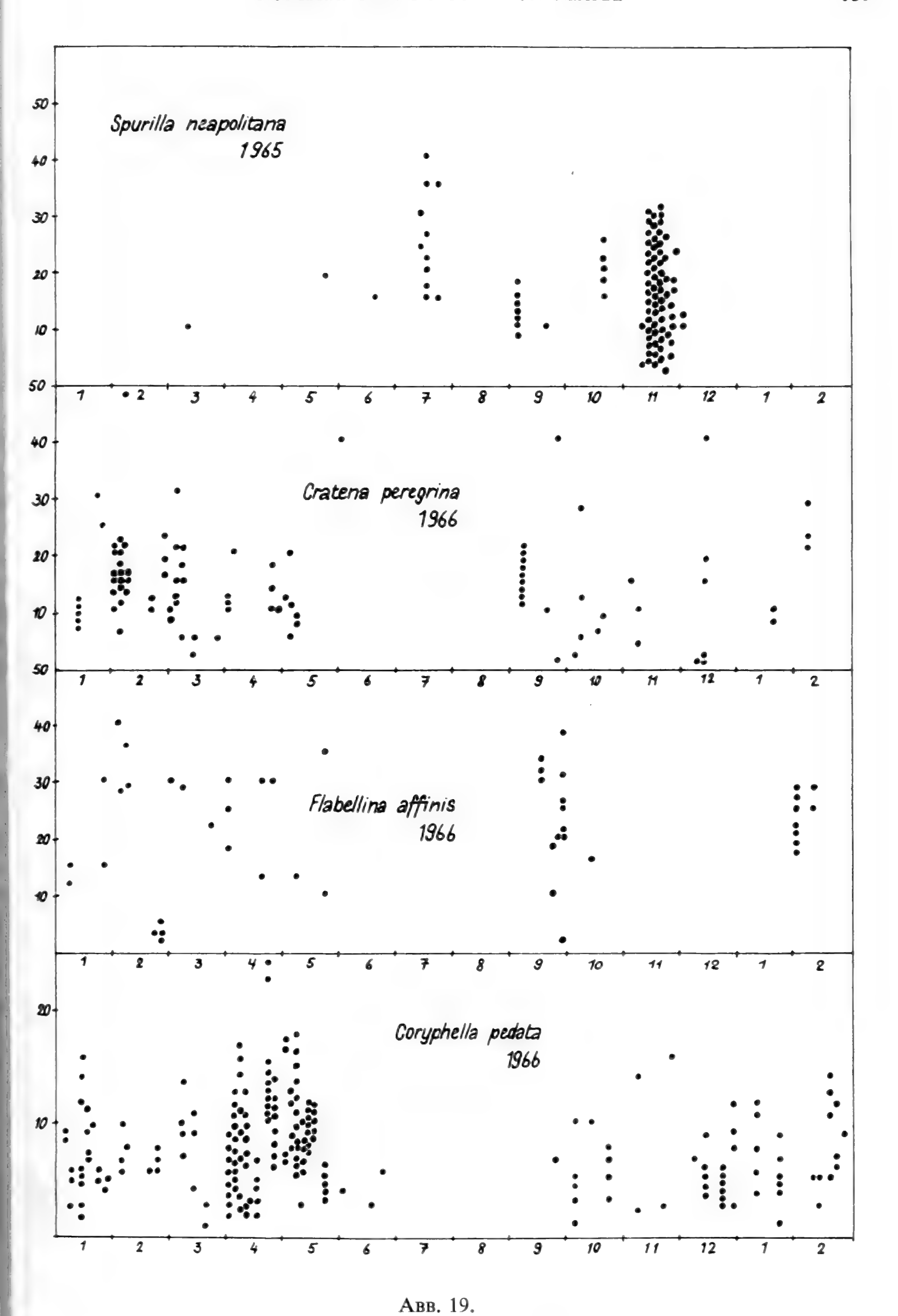


Abb. 19.

vgl. Abb. 13.

Ordinate = Körperlänge in mm, Abzisse = Monate.

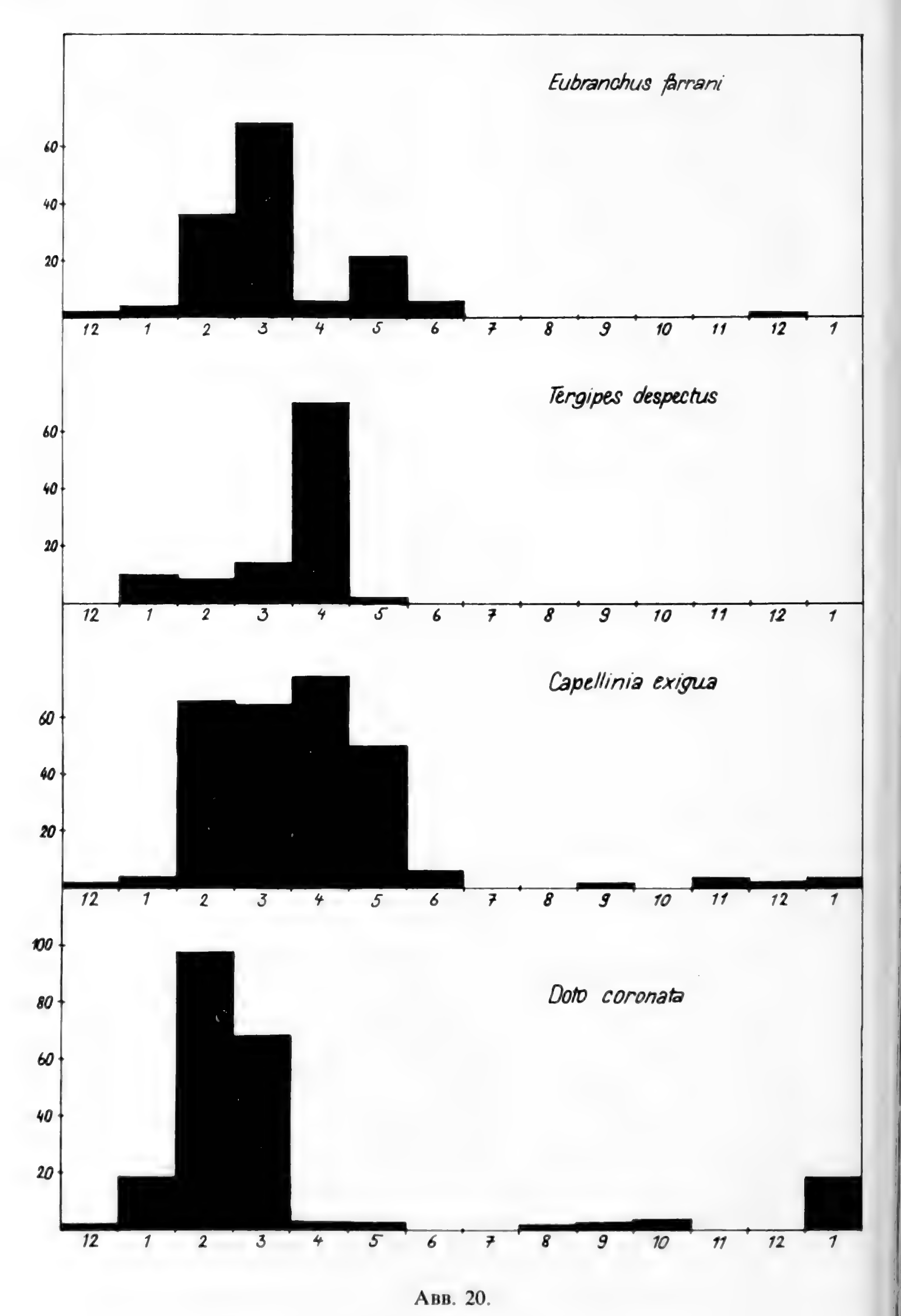


ABB. 20.

vgl. Abb. 12.
Ordinate = Anzahl der Exemplare, Abzisse = Monate.

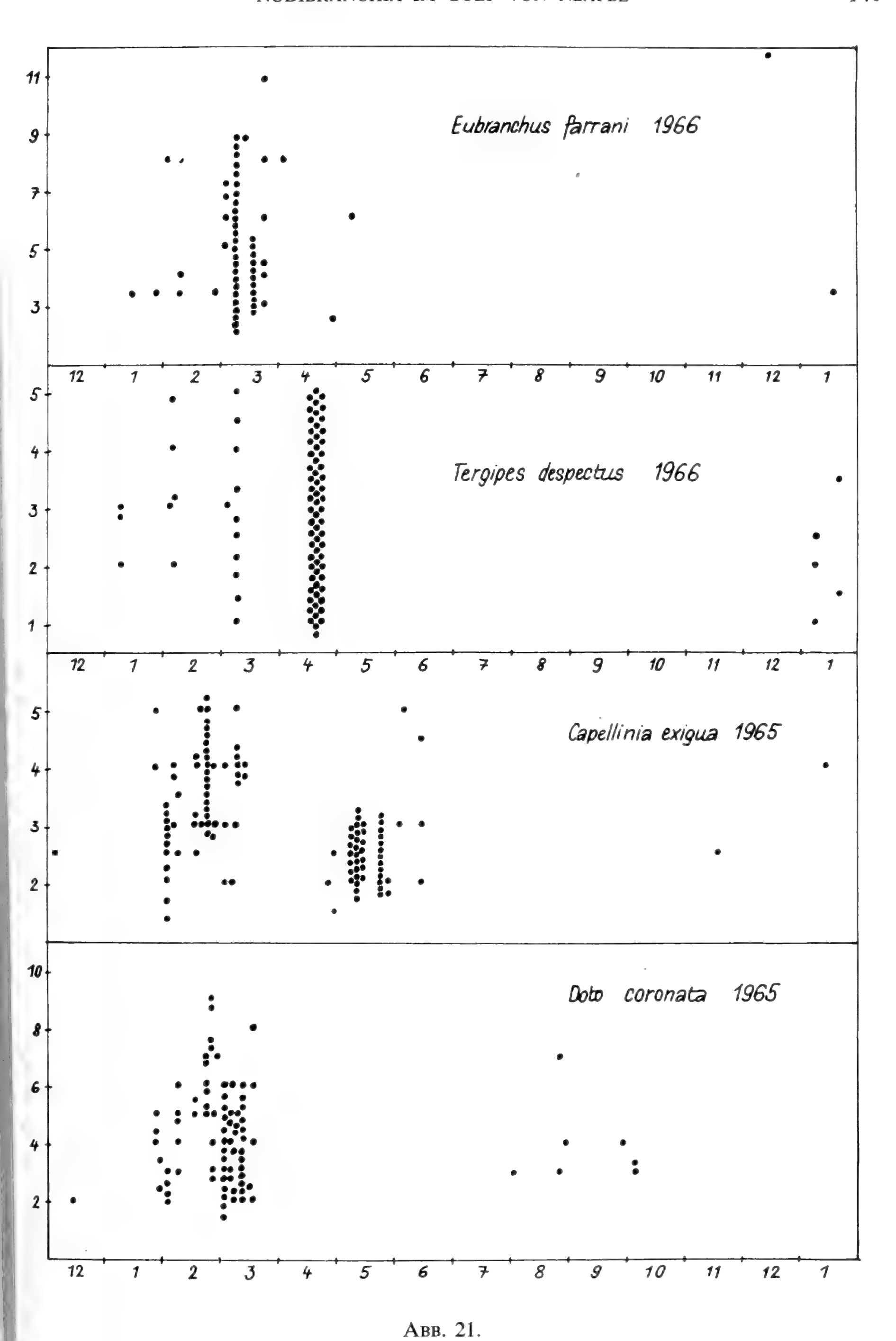


ABB. 21.

vgl. Abb. 13.

Ordinate = Körperlänge in mm, Abzisse = Monate.

Teilen von *Acetabularia* und Polycerellen auf *Zoobotryon*resten überwintern, ob diese Arten auf eine andere Nahrung übergehen — oder die nahrungsarmen Monate allein von den Larven pelagisch überbrückt werden, wissen wir nicht.

Bei einer Anzahl weiterer Arten sind deutliche Jahresmaxima ausgeprägt, ohne dass für die geschlechtsreifen Schnecken jahreszeitlicher Nahrungsmangel dafür verantwortlich gemacht werden kann: Am deutlichsten wird dies für die *Eudendrium*- (Abb. 18, 19) und *Obelia*-Gruppe (Abb. 20, 21). *Coryphella pedata*, *Flabellina* und *Cratena* fressen imLabor unterschiedlos alle vorhandenen Eudendriumarten. *Coryphella* besitzt im April/Mai (Abb. 18), *Flabellina* im September (Abb. 18; HAEFELFINGER: VII—X) ein deutliches Populationsmaximum, *Cratena* im Herbst ein schwaches Maximum.

Die Hauptnahrung von *Tergipes*, *Capellinia*, *Eubranchus* und *Doto coronata* ist in Neapel *Obelia*. Wir erhielten für unsere Zuchten das ganze Jahr hindurch ausreichende *Obelia*mengen (LO BIANCO, 1909, gibt reifende Gonophoren von März bis Juni und Oktober bis Januar an). Alle vier Arten zeigen ein ausgeprägtes, scharfes Populationsmaximum im Frühling (Abb. 20). Es liegt bei *Doto* im Februar und März (HAEFELFINGER: I und II), für *Tergipes* im April (Tergipesreichtum zu Jahresanfang erwähnt auch TARDY, 1964), dauert für *Capellinia* und *Eubranchus* von Februar bis Mai (HAEFELFINGER: *Capellinia* IV und V). Für *Capellinia* hat TARDY (1962) einen Individualzyklus von etwa 2 und ½ Monaten bis zum Erreichen der Maximalgrösse beschrieben, bei einer freien Veligerphase von drei Tagen. Neapler Daten über die Entwicklung von *Capellinia* unterscheiden sich nicht von TARDYS Ergebnissen. Bei dieser Art wird die Spanne zwischen zwei Populationsmaxima also sicher nicht von den Larven planktonisch, sondern durch sich weiter fortpflanzende Tiere überbrückt, was auch Einzelfänge das Jahr hindurch bestätigen. *Tergipes*, *Eubranchus farrani* und *Doto coronata* haben eine längere, in ihrer Dauer noch unbekannte Veligerphase.

Limenandra zeigt ein kurzes, regelmässiges Auftreten im Spätherbst (1963: X; 1964: IX; 1965: IX—XI; 1966: X; HAEFELFINGER: VII—IX). Ihr Futtertier *Bunodeopsis strumosa* kommt in Neapel von April bis November vor (mündl. Mitt. H. SCHMIDT, GIESSEN).

Spurilla lässt sich im Labor mit sehr verschiedenen Actinien füttern. Sie besitzt dennoch ein ausgeprägtes Novembermaximum (Abb. 18; HAEFELFINGER III, VIII—X), das vielleicht mit dem Zyklus ihrer Lieblingsnahrung *Aiptasia diaphana* (ganzjährig, Maximum V—XI, mündl. Mitt. H. SCHMIDT, GIESSEN) zusammenhängen mag.

Das Maximum von *Favorinus* (Abb. 16) im Frühsommer geht parallel mit einem Maximum an *Aplysia*-, *Haminea*- und *Polycera*-Laich. Ob es allein dadurch bedingt ist, bleibt offen. HAEFELFINGER findet gleichfalls ein Maximum im April und Mai. Offen bleibt auch, ob dem Maximum von *Trinchesia coerulea* (Abb. 16) Bedeutung beigemessen werden darf.

Unter den *Doridiern* zeigen *Goniodoris*, *Polycera* (Abb. 14, 15) und *Doris verrucosa*, wie schon gesagt, eine klare Übereinstimmung von Grössenzuwachs und Populationskurven. Für sie darf ein Einjahreszyklus mit langer Fortpflanzungsperiode von Frühling bis Herbst gefolgert werden. *Aegires leuckarti* (Abb. 14) besitzt ebenfalls ein scharfes Populationsmaximum, dem jedoch wie bei *Polycerella* (Abb. 14) kein Anwachsen der Körpergrösse entspricht. *Peltodoris* weist eine geringe Individuenzunahme im Herbst auf (Abb. 14). Ein gleichzeitiges Ansteigen der Körpergrössen erfolgt nicht (Abb. 15). Jungtiere sind im ganzen Jahr so gleichmässig zu finden, dass vorerst offen bleibt, ob die im Labor auftretende Laichruhe von November bis März auch für den Golf gilt. Beim Auswerten aller Freiwasserdaten für Doridier muss immer deren ausserordentliche Fähigkeit zum Fasten eingerechnet werden (*Glossodoris valenciennesi* und *Peltodoris* ertragen bis zu 3 Monaten ohne Nahrung).

Unter den *Ascoglossen* (Abb. 12, 13) fallen die Frühlingsmaxima von *Hermaea bifida* (HAEFELFINGER: II) und *Placida dendritica* (HAEFELFINGER: I—VI) auf. *Hermaea* frisst *Griffithia*, deren meiste Arten FUNK (1927) als ganzjährig bezeichnet mit Hauptvorkommen im Winter und Frühling. *Placida dendritica* frisst bevorzugt *Bryopsis* (die meisten Neapler *Bryopsis*arten haben ihre Hauptvegetationszeit im Winter und Frühling, *B. penicillium* im Frühling und Herbst) und *Codium* (ganzjährig). Die gleichen Algengattungen stellen die Hauptnahrung von *Elysia viridis* dar, deren Populationsmaximum jedoch im Sommer liegt (MILLER, 1962, Isle of Man: II—V). *E. viridis* legt im Labor das ganze Jahr hindurch Eier.

Lobiger weist ein klares Herbst- und Wintermaximum auf (HAEFELFINGER: VIII—XI). Er ernährt sich von *Caulerpa*, deren Hauptvegetationsperiode von April bis Oktober dauert (FUNK, 1929). Sein Populationsmaximum liegt also deutlich später als das Maximum des Nahrungsangebotes, eine Erscheinung die überall dort auftritt, wo eine echte Abhängigkeit der Schneckenpopulation von der Nahrungspopulation vorliegt. Sie gilt in Neapel für *Lobiger*, *Spurilla*, *Limenandra*, *Polycerella*, *Elysia timida*. In allen anderen Fällen sind die jährlichen Populationsmaxima, soweit wir bisher sehen, für die geschlechtsreifen Schnecken nicht unmittelbar nahrungsabhängig. Ob sie dies bei einigen Arten für die Veliger-, Metamorphose- und Jugendstadien sind, wissen wir nicht.

3) Individualzyklus

Der Versuch aus dem Populationszyklus auf den Individualzyklus zu schliessen, erwies sich im nördlichen Atlantik für eine ganze Reihe von Arten als fruchtbar (MILLER, 1961, 1962; THOMPSON, 1964). Auch im Mittelmeer ist, wie wir gesehen haben, bei einigen Arten der Populationszyklus Abbild des Individual-

zyklus. Bei dem weit grösseren Teil der Arten aber stellt sich die Beziehung von Individual- und Populationszyklus komplexer dar. Fragen wir nach dem Individualzyklus, so lassen sich bei einem solchen Vergleich folgende Gruppen unterscheiden:

a) Kurzlebige Arten (3 bis 6 Monate) ohne jahreszeitlich gebundene Fortpflanzungsperiode, sondern Fortpflanzung nach Eintritt der Geschlechtsreife jederzeit. Das dennoch bei vielen dieser Arten jährlich auftretende Populationsmaximum ist kein Abbild des Individualzyklus *(Capellinia)*.

b) Etwa einjährige Arten (3 bis 12 Monate) mit einer langen, jahreszeitlich gebundenen Fortpflanzungsperiode. Die Populationskurve ist im Grossen Abbild des Individualzyklus und nahrungsunabhängig. Es muss damit gerechnet werden, dass aus zu Anfang der Fortpflanzungsperiode gelegten Eiern bis zum Ende der gleichen Periode schon paarungsfähige Schnecken herangewachsen sind, Parental- und Filialgeneration also miteinander kopulieren können, die Generationen sich überschneiden (auch durch einzelne längerlebende, übergrosse Tiere) *(Polycera, Goniodoris)*.

c) Etwa einjährige Arten (3—12 Monate) mit markantem, nahrungsabhängigem Populationsmaximum. Wieweit dieses ein Abbild des Individualzyklus ist und eine jahreszeitlich gebundene Fortpflanzungsperiode vorliegt, ist für die meisten Arten noch unbekannt *(Lobiger, Polycerella)*.

d) Zu diesen drei Gruppen mit deutlichem Populationsmaximum kommen als weitere Gruppe all jene Arten, die keinen ausgeprägten Populationsgipfel im Jahresverlauf erkennen lassen. Soweit sie nicht unter *a)* fallen, handelt es sich vor allem um grössere Doridierarten. Wir müssen bei ihnen mit einem Alter von mehr als einem Jahr rechnen. Zeitlich begrenzte Fortpflanzungsperioden sind nachgewiesen *(Peltodoris)* — aber wir wissen nicht, ob sie jahreszeitlich festliegen oder ob es in lokalen Individuengruppen je unterschiedlich zur Fortpflanzungsstimmung kommt (THOMPSON, 1966). Ende der Fortpflanzungsperiode bedeutet nicht Ende der Kopulationen — und nicht Hunger- oder Alterstod der Tiere, die gelaicht haben.

Ich danke Herrn Dr. PETER DOHRN und den Angestellten der Stazione Zoologica für die guten Arbeitsmöglichkeiten in Neapel. Besonderer Dank gilt der gewissenhaften Materialbeschaffung und steten Hilfsbereitschaft der Fischer und Taucher.

Herr LUCIANO NAVONI (z. Zt. Basel) und Dr. RAINER MARTIN (Neapel) halfen im Sommer 1965 beim Materialsammeln und Registrieren. Frau MARIA SCHÖNENBERGER (Basel und Neapel) hat zusammen mit Herrn NORBERT SCHÖNENBERGER während meiner Abwesenheit von Februar 1966 bis Juni 1966 die Sammel- und Bestimmungsarbeit übernommen, Karten und Diagramme gezeichnet

und beim Auswerten der Protokolle geholfen. Ihr und Fräulein ILONA RICHTER aus BUDAPEST, die Abb. 6 und 7 zeichnete, sei ganz herzlich gedankt.

* * *

Während des Druckes dieser Liste wurden 6 weitere Nudibranchierarten in Neapel nachgewiesen:

Doto doerga Marcus, 1963 (20 Exemplare);

Facelina dubia Pruvot-Fol, 1949 (*F. dubia* wurde auf Grund unzulänglichen Materials von Pruvot-Fol nur unvollständig beschrieben. N. Schönenberger konnte die Art 1967 mehrfach wiederfinden und bereitet eine ausführliche Beschreibung vor);

Hero blanchardi Vayssière, 1888 (1 Exemplar);

Phyllidia rolandiae Pruvot-Fol, 1951 (1 Exemplar);

Trapania tartanella Ihering, 1886 (zur Nomenklatur vgl. Haefelfinger, 1960*b*, 1 Exemplar);

Trinchesia aurantia (Alder und Hancock, 1842) (36 Exemplare).

Damit erhöht sich die Zahl der Nudibranchia im Golf auf 100.

Art	Zahl der Tiere	Zahl der Funde	Grösse (mm) Min.	Grösse (mm) Max.	Nachweis in Neapel	Futter in Neapel
Aegires leuckarti	188	94	1	8	Mazzarelli	*Leucosoleniidae*
Aegires punctilucens	30	19	3	10	—	—
Aegires sublaevis	9	6	6	11	Starmühlner	—
Aeolidiella alderi	3	3	4	15	—	—
Ae. takanosimensis	4	1	3	7	—	*Sagartia*
Aldisa banyulensis	5	5	3	11	—	—
Anisodoris stellifera	5	5	14	55	Mazzarelli	—
Antiopella cristata	5	5	3	80	Delle Chiaje A. Costa Mazzarelli	*Bugula*
Antonietta luteorufa	6	5	3	14	—	*Podocoryne carnea*
Aplysiopsis elegans	1	1	8		—	—
Armina tigrina	1	1		70	delle Chiaje Cantraine Mazzarelli	—
Archidoris tuberculata	1	1	20		Mazzarelli	—

Art	Zahl der Tiere	Zahl der Funde	Grösse (mm) Min.	Grösse (mm) Max.	Nachweis in Neapel	Futter in Neapel
Baptodoris cinnabarina	1	1		20	—	—
Berghia verrucicornis	40	23	4	25	Delle Chiaje A. Costa Mazzarelli	*Sargatia*
Berthella aurantiaca	1	1		35	Mazzarelli	—
Berthella plumula	22	5	5	25	Mazzarelli Lo Bianco	—
Berthellina engeli	2	2	30	35	—	—
Bosellia mimetica	23	17	1	8	Mazzarelli Trinchese	*Halimeda*
Calliphylla mediterranea	4	3	7	30	Mazzarelli Lo Bianco A. Costa	*Bryopsis*
Calmella cavolini	20	16	1	12	A. Costa	—
Calmella sphaerifera	21	7	1	5	—	*Obelia*
Calma glaucoides	6	4	2	5	Ihering Trinchese	
Caloplocamus ramosus	1	1		14	Mazzarelli Philippi A. Costa	
Caloria maculata	7	7	5	15	Trinchese	*Perigonimus*
Capellinia exigua	264	44	1	7	—	*Obelia*
Coryphella lineata	38	20	2	28	A. Costa	*Eudendrium*
Coryphella pedata	285	92	2	50	Mazarelli	*Eudendrium*
Costasiella virescens	1	1	2		—	—
Cratena peregrina	208	79	2	40	Cavolini Mazzarelli A. Costa Trinchese Ihering	*Eudendrium*
Crimora papillata	1	1	2		—	—
Dendrodoris grandiflora	7	7	22	190	Delle Chiaje Ihering	
Dendrodoris limbata	8	6	30	70	Cantraine Delle Chiaje Philippi	
Diaphorodoris luteocincta	8	7	2	7	—	
Diaphorodoris papillata	1	1	2		Ihering	
Dicata odhneri	5	4	3	6	—	
Discodoris indecora	50	22	2	14	—	
Discodoris maculosa	32	6	2	65	Delle Chiaje	
Doris ocelligera	26	19	2	10	—	

Art	Zahl der Tiere	Zahl der Funde	Grösse (mm) Min.	Grösse (mm) Max.	Nachweis in Neapel	Futter in Neapel
Doris derelicta	2	2	6	14	—	
Doris verrucosa	40	22	3	35	Cantraine Delle Chiaje Mazzarelli Lo Bianco	*Halichondria*
Doto coronata	203	42	1	9	A. Costa Mazzarelli Lo Bianco	*Obelia*
Doto floridicola	4	3	3	6	—	
Doto paulinae	25	15	2	6	—	*Obelia*
Doto pinnatifida	10	6	2	5	—	*Obelia*
Doto splendida	120	20	25	5	—	
Elysia viridis	255	80	1	8	Mazzarelli Lo Bianco	*Bryposis* *Codium*
Elysia fusca	14	9	5	55	?	*Bryopsis* *Codium*
Elysia timida	5	2	4	7	—	*Acetabularia*
Embletonia faurei	25	15	2	3	—	
Embletonia pulchra	1	1	2		—	
Ercolania coerulea	14	7	2	13	Trinchese	*Valonia*
Ercolania viridis	100	32	2	11	A. Costa Mazzarelli Ihering	
Eubranchus farrani	129	55	2	12	—	*Obelia*
Facelina drummondi	2	2	3	4	A. Costa	*Obelia*
Facelina fusca	30	20	2	16	—	*Eudendrium*
Facelina punctata	24	20	4	15	Mazzarelli Trinchese Ihering	*Eudendrium*
Facelina rubrovittata	24	23	2	12	A. Costa	*Eudendrium*
Favorinus branchialis	209	59	1	22	A. Costa Mazzarelli Lo Bianco	*Opisthobran-* *chierlaich*
Fimbria fimbria	2	2	80	400	Mazzarelli Lo Bianco	
Fiona pinnata	33	4	4	13	A. Costa Mazzarelli Lo Bianco	*Lepas* —
Flabellina affinis	167	62	2	50	Cavolini A. Costa Mazzarelli Lo Bianco	*Eudendrium*

Art	Zahl der Tiere	Zahl der Funde	Grösse (mm) Min.	Grösse (mm) Max.	Nachweis in Neapel	Futter in Neapel
Flabellina ornata	2	2	16	18	—	
Glossodoris gracilis	17	16	2	28	Cantraine Delle Chiaje Mazzarelli Ihering Philippi	
Glossodoris krohnii	31	19	3	20	Ihering	
Glossodoris luteorosea	22	18	4	38	Ihering Rapp	*Spongionella pulchella*
Glossodoris purpura	3	2	4	20	Ihring	*Spongionella pulchella*
Glossodoris messinensis	6	5	7	40	—	
Glossodoris tricolor	17	13	5	20	Philippi Ihering	
Glossodoris valenciennesi	21	16	4	150	Delle Chiaje Mazzarelli	
Goniodoris castanea	41	20	2	25	Mazzarelli	Botryllus
Hancockia uncinata	18	12	3	13	Trinchese	*Campanularia*
Hermaea bifida	204	60	1	15	A. Costa Mazzarelli	*Griffithia*
Hermaeopsis variopicta	23	16	1	18	A. Costa Lo Bianco	
Janolus hyalinus	2	2	3	7	—	
Jorunna tomentosa	26	23	2	14	—	
Lamellidoris albo-nigra	4	2	4	5	—	
Lamellidoris depressa	8	7	3	5	—	
Lamellidoris neopolitana	3	3	5	7	Delle Chiaje	
Limacia clavigera	6	6	3	6	—	
Limapontia nigra	2	2	3	6	—	—
Limenandra nodosa	26	11	4	19	—	*Bunodeopsis*
Lobifera cristallina	2	2	3	6	Trinchese	
Lobiger serradifalci	103	20	15	40	Mazzarelli Ihering	*Caulerpa*
Lomanotus genei	1	1		15	Trinchese Mazzarelli	
Marionia blainvillea	2	2	4	35	Mazzarelli (?) Lo Bianco (?)	
Marionia tethydea	8	6	22	50	Delle Chiaje	

Art	Zahl der Tiere	Zahl der Funde	Grösse (mm) Min.	Grösse (mm) Max.	Nachweis in Neapel	Futter in Neapel
Okenia amoenula	2	2	4	5	Ihering (?)	
Oscanius testudinarius	7	5	45	210		
Oxinoe olivacea					Ihering	
Peltodoris atromaculata	77	44	10	110	Lo Bianco	*Petrosia ficiformis*
Phylliroe bucephala	15	7	30	40	Mazzarelli Lo Bianco Martin & Brinckmann	*Zanklea*
Placida cremoniana	14	9	2	8	Trinchese	
Placida dendritica	284	46	1	14	A. Costa Ihering Mazzarelli Lo Bianco	*Bryopsis* *Codium*
Placida viridis	33	19	2	15	Mazzarelli Lo Bianco	*Bryopsis*
Pleurobranchea meckeli	12	9	7	80	Mazzarelli Lo Bianco	 *Nudibranchier ect.*
Platydoris argo	1	1		20	Cantraine Trinchese	
Polycera quadrilineata	239	73	1	31	Mazzarelli Lo Bianco	*Bugula* *Boverbankia* *Electra*
Polycera elegans	1	1	2		—	
Polycerella recondita	108	22	1	4	—	*Zootbothryon*
Pseudovermis axii	2	1	1	2	Marcus	
Rostanga rubra	13	13	2	14	Mazzarelli	
Scyllaea pelagica	1	1		40	—	
Stiliger vesicolosus	31	3	1	9	—	*Opisthobranchier-laich*
Spurilla neapolitana	210	33	2	50	Delle Chiaje A. Costa Mazzarelli Lo Bianco	*Aiptasia* *Bunodeopsis* *Anemonia sulcata*
Tenellia ventilabrum	5	4	2	5	A. Costa	*Obelia* *Podocoryne*
Tergipes despectus	112	15	1	5	—	*Obelia*
Thordisa filix	3	3	15	20	—	
Thuridilla hopei	7	6	3	15	Starmühlner	
Trapania fusca	3	3	1	6	Bergh	

Art	Zahl der Tiere	Zahl der Funde	Grösse (mm) Min.	Grösse (mm) Max.	Nachweis in Neapel	Futter in Neapel
Trapania lineata	2	2	6	9	—	
Trinchesia coerulea	143	59	2	26	—	*Sertularella*
Trinchesia granosa	300	150	1	5	—	*Podocoryne*
Trinchesia foliata	170	91	1	7	—	*Sertularella Dynamena*
Trinchesia ocellata	33	18	3	13	—	*Halecium*
Tritonia cincta	27	13	2	11	—	
Tritonia lineata	2	2	7	8	—	
Tritonia manicata	92	55	1	11	A. Costa (?)	*Cornularia*
Tritonia striata	33	10	2	12	—	*Paralcyonium elegans*
Tritonia villafranca	9	8	4	12	Starmühlner	
Tylodina perversa	4	2	7	21	Mazzarelli	
Umbraculum mediterran.	15	14	70	140	Mazzarelli Lo Bianco	

Zusammenfassung

Im Golf von Neapel wurden von 1963 bis 1967 20 Ascoglossa-, 7 Notaspidea- und 94 Nudibranchierarten nachgewiesen. 47 dieser Arten sind neu für den Golf von Neapel: drei davon Erstnachweise für das Mittelmeer und sieben Neubeschreibungen.

Lokale Verbreitung (Ort, Tiefe, Biotop) und Auftreten im Jahresrythmus werden beschrieben und Angaben über Körpergrösse und Nahrung gemacht.

Die Diskussion gilt dem Versuch zu zeigen, bei welchen Arten das jährliche Populationsmaximum als Abbild des Individualzyklus angesehen werden darf.

Summary

Twenty species of Ascoglossa, seven of Notaspidea and ninety-four of Nudibranchia have been recorded in the Gulf of Naples during the period from 1963 till 1967. Within these numbers range fourty-seven new to the Gulf, three of them unknown before in the Mediterranean and seven are new descriptions.

The occurence (locality, depth, biotop) and the distribution during the year have been described and data concerning body-length and nourishment are added.

In the discussion it is shown in which species the annual maximum of the population corresponds with the individual cycle.

Résumé

De 1963 à 1967 nous avons constaté dans le Golfe de Naples 20 espèces d'Ascoglossa, 7 espèces de Notaspides et 94 espèces de Nudibranchia. 47 espèces sont nouvelles pour Naples, dont 3 pour la Méditerranée; 7 espèces sont nouvelles pour la science.

Nous décrivons la répartition (localité, profondeur et biotope), l'apparition dans le rythme annuel et ajoutons des détails concernant la taille et la nourriture.

Dans la discussion l'auteur tente de grouper les espèces pour lesquelles le maximum annuel de la population correspond au cycle individuel.

LITERATUR

Das Literaturverzeichnis enthält ausser den im Text zitierten Autoren alle Arbeiten, aus denen Daten für die Spalte „Nachweis in Neapel" von Tab. I genommen sind und die Bibliographie aller in Neapel vorkommenden Arten, die nach 1954 (Pruvot-Fol, Faune de France) beschrieben worden sind.

Alder, J. & A. Hancock. 1845. *Monograph of the British Nudibranchiate Mollusca.* London, Ray Soc..

Angas, F. 1864. *Descriptions d'espèces nouvelles appartenant à plusieurs genres de mollusques nudibranches des environs de Port Jackson (Nouvelle-Galles du Sud), accompagnées de dessins faits d'après nature.* Journ. Conch. Paris 12: 67-68.

Baba, K. 1949 und 1955. *Opisthobranchia of Sagami Bay, collected by his Majesty the Emperor of Japan.* Tokyo.

Bergh, R. 1878. *Untersuchungen der Chromodoris elegans und villafranca.* Dr. Pfeiffers Malak. Bl. 25: 1-36.

— 1881. *Über die Gattung Peltodoris.* Mitt. Zool. Station Neapel 2: 222-232.

Boettger, C. R. 1954. *Die Systematik der euthyneuren Schnecken.* Verh. Dtsch. Zool. Ges. Tübingen, 253-280.

Burn, R. 1962. *Descriptions of Victorian Nudibranchiate Mollusca,* etc. Mem. Nat. Mus., Melb. 25: 95-128.

— 1966. *Opisthobranchia.* Mem. Nat. Mus., Melb. 27: 265-384.

Cantraine, F. 1841. *Malacologie mediterranéenne et littorale.* I. Nouv. Mém. Acad. R. Sci. Bruxelles 13: 1-173.

Cavolini, F. 1785. *Memorie per servire alla storia dei polipi marini. Memoria terza, sulla sertolaria e tubolaria.*

Carus, J. V. 1889-1893. *Prodomus Fauna Mediterranea 2*: 183-232.

Costa, A. 1866. *Saggio sui Molluschi Eolidei del Golfo di Napoli.* Annuario del Museo Zoologico della R. Univ. Napoli 3: 59-80; 1867. 4: 26-37; 1869. 5: 46-52.

— 1869b. *Illustrazione di due generi Molluschi Nudibranchi.* Atti R. Accad. Sc. Fis. Mat. 3: 1-7.

Costa, O. G. 1841. *Recherches sur trois espèces de Gastéropodes du golfe de Naples.* C. R. Acad. Sci. Paris 13: 371-372.

Delamare-Deboutteville, C. 1960. *Biologie des eaux souterraines litorales et continentales.* Actualités Sc. et Industr. 1280: 1-740.

Delle Chiaje, S. 1841. *Descrizione e notamia degli animali invertebrati della Sicilia citeriore*, 1 et 2. Napoli.

Düing, W. 1965. *Strömungsverhältnisse im Golf von Neapel.* Pubbl. Staz. Zool. Napoli 34: 256-316.

Friedrich, H. 1965. *Meeresbiologie*, Berlin, 1-436.

Funk, G. 1927. *Die Algenvegetation des Golfs von Neapel.* Pubbl. Staz. Zool. Napoli 7: 1-484.

Gmelin, J. F. 1789. Ed. XIII von *Linnaeus, Systema naturae.* Leipzig, 1: 1789-1791.

Haefelfinger, H. R. 1959. *Remarques sur le développement de quelques Glossodoridiens (Mollusques Opisthobranches).* Rev. Suisse Zool. 66: 309-315.

— 1960a. Catalogue des Opisthobranches de la Rade de Villefranche-sur-Mer et ses environs (Alpes Maritimes). Rev. Suisse Zool. 67: 323-351.

— 1960b. Neue und wenig bekannte Opisthobranchier der Gattungen Trapania und Caloria aus der Bucht von Villefranche-sur-Mer. Rev. Suisse Zool. 67: 226-238.

— 1961a. Hervia costai (n. nom.), ein wiederentdeckter Opisthobranchier des Mittelmeeres. Rev. Suisse Zool. 68: 207-217.

— 1961b. Beiträge zur Kenntnis von Peltodoris atromaculata Bergh 1880. Rev. Suisse Zool. 68: 331-343.

— 1962. Crimora papillata Alder 1862, Opisthobranche nouveau pour la Méditerranée. Vie et Milieu 13: 161-165.

— & R. A. Stamm. 1958. Limenandra nodosa gen. et spec. nov. (Nudibranch., Aeolididae prop.), un Opisthobranche nouveau de la Méditerranée. Vie et Milieu 9: 418-422.

Hapgood, W. 1959. *Hydrographic Observations in the Bay of Naples January 1957-January 1958 (Station Lists).* Pubbl. Staz. Zool. Napoli 31: 336-371.

Hoffmann, H. 1939. *Opisthobranchia*, in Bronn, *Klassen und Ordnungen des Tierreiches.*

Ihering, H. v. 1879. *Einiges Neue über Mollusken.* Zool. Anzeiger 2: 136-138.

— 1880. *Beiträge zur Kenntnis der Nudibranchien des Mittelmeeres I.* Malakozool. Blätter (N.F.) 2: 1-56.

— 1892. *Zur Kenntnis der Sacoglossen.* Nova Acta K. Leop. Car. Dtsch. Akad. Naturforscher 58, 5: 363-435.

Lo Bianco, S. 1908-1909. *Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturita sessuale degli animali del golfo di Napoli.* Mitt. Zool. Station Neapel 19: 513-761.

Macnae, W. 1954. *On some Eolidacean Nudibranchiate molluscs from South Africa.* Annals Natal Mus. 13: 1-50.

Marcus E. und E. Marcus. 1954-1955. *Über Sandopisthobranchier.* Kieler Meeresforschung: 230-243.

Marcus, E. 1958. *On Western Atlantic Opisthobranchiate Gastropods.* Americ. Mus. Nov. 1906: 1-82.

Martin, R. und A. Brinckmann. 1963. *Zum Brutparasitismus von Phyllirrhoe bucephala Per. & Les (Gastr. Nudibr.) auf der Meduse Zanklea costata Gegenb. (Hydrozoa, Anthomedusae).* Pubbl. Staz. Zool. Napoli 33: 206-223.

MAZZARELLI, G. 1902. *Opisthobranchi del Golfo di Napoli.* Atti Soc. Scien. Nat. 40: 1-24.
— 1903. *Opisthobranchi del Golfo di Napoli.* Atti Soc. Scien. Nat. 42: 2-19.
MILLER, M. C. 1961. *Distribution and Food of the Nudibranchiate Mollusca of the South of the Isle of Man.* J. Anim. Ecol. 30: 95-116.
MILLER, M. C. 1962. *Annual cycles of some Manx Nudibranchs, with a discussion of the problem of migration.* J. Anim. Ecol. 31: 545-569.
MORTON, J. E. 1958. *Molluscs.* Hutchison Univ. Lib. London.
ODHNER, N. H. 1914. *Notizen über die Fauna der Adria bei Rovigno in Istrien.* Zool. Anzeiger 44: 156-170.
— 1932. *Beiträge zur Malakozoologie der Kanarischen Inseln.* Arkiv för Zoologi 23A: 1-116.
— 1936: *Nudibranchia Dendronotacea. A revision of the System.* Mém. Mus. Roy. d'Hist. Nat. Belgique, 2. Ser. 1-3: 1057-1128.
— 1939: *Opisthobranchiate Mollusca from the Western and Northern Coasts of Norway.* Kgl. Norske Vidensk. Selbsk. Skrifter 1: 1-93.
PORTMANN, A. 1958. *Bosellia mimetica Trinchese, Opisthobranche retrouvé en méditerranée.* Vie et Milieu 9: 74-80.
— 1958. *Über zwei wenig bekannte Ascoglossa des Mittelmeeres (Gastr. Opisthobranchia).* Rev. Suisse Zool. 65: 405-411.
PORTMANN, A. und E. SANDMEIER. 1960. *Zur Kenntnis von Diaphorodoris (Gastr. Nudibranchia) und ihrer mediterranen Formen.* Verh. Naturf. Ges. Basel 71: 174-183.
PHILIPPI, R. A. 1836 und 1844. *Enumeratio Molluscorum Siciliae.* Berlin.
PRUVOT-FOL, A. 1945. *Etude des Opisthobranches des Côtes Nord de la Méditerranée.* Arch. Mus. Nat. 14: 35-74.
— 1946. *Révision critique de la famille des Elysiadae.* Journ. Conchyl. 87: 29-44.
— 1951a. *Etude des Nudibranches de la Méditerranée.* Arch. Zool. Exp. et Gen. 88: 1-80.
— 1951b. *Révision du genre Glossodoris Ehrenberg* Journ. Conchyl. 12: 76-165.
— 1954. *Mollusques Opisthobranches, Faune de France* 58.
PURI, H. S., G. BONADUCE and J. MALLOY. 1964. *Ecology of the Gulf of Naples.* Pubbl. Staz. Zool. Napoli 33 suppl.: 87-199.
REMANE, A. 1940. *Einführung in die Zoologische Ökologie der Nord- und Ostsee.* IN GRIMPE, *Die Tierwelt der Nord- und Ostsee*, 1: 1-238.
SACCHI, C. et A. RENZONI. 1962. *L'écologie de Mytilus gallo-provincialis (Lam.) dans l'étang littoral du Fusaro et les rythmes annuels et nycthéméraux des facteurs environnants.* Pubbl. Staz. Zool. Napoli 32 suppl.: 255-293.
SCHMEKEL, L. 1965. *Die Gattung Polycerella Verrill im Mittelmeer (Gastr. Opisth.).* Pubbl. Staz. Zool. Napoli 34: 226-234.
— 1965. *Calmella sphaerifera n. sp., ein neuer Aeolidier aus dem Mittelmeer (Gastr. Opisth.).* Pubbl. Staz. Zool. Napoli 34: 452-461.
— 1966. *Zwei neue Arten der Familie Cuthonidae aus dem Golf von Neapel: Trinchesia granosa n. sp. und Trinchesia ocellata n. sp. (Gastr. Opisthobranchia).* Pubbl. Staz. Zool. Napoli 35: 13-28.
— 1966. *Zwei neue Facelinidae aus dem Golf von Neapel: Facelina fusca n. sp. und Antonietta luteorufa n. sp. n. gen. (Gastr. Opisth.).* Pubbl. staz. Zool. Napoli 35: 29-46.
— 1967. *Dicata odhneri n. sp., n. gen. ein neuer Favorinide (Gastr. Opisth.) aus dem Golf von Neapel.* Pubbl. Staz. Zool. Napoli 35: 263-273.

Sordi, M. e P. Majidi. 1957. *Osservazioni sui Nudibranchi e gli Ascoglossi (Gasteropodi Opisthobranchi) del Litorale Livornese.* Boll. Pesca, Piscicol. Idrobiol. 32: 235-245.

Stossich, M. 1865. *Enumerazione dei Molluschi del Golfo di Trieste.* Trieste.

Swennen, C. 1961. *Data on Distribution, Reproduction and Ecology of the Nudibranchiate Molluscs occurring in the Netherlands.* Netherlands J. Sea Res. 1: 191-240.

Tardy, J. 1962a. *Première list concernant la faune des mollusques nudibranches et ascoglosses sur la côte nord-ouest de l'île de Ré (Charente-Maritime).* Congr. Soc. Sav. 87: 1217-1227.

— 1962b. *Observations et expériences sur la métamorphose et la croissance de Capellinia exigua A. et H.* C. R. Acad. Sc. Paris 254: 1635-1637.

— 1962c. *A propos des espèces de Berghia des côtes de France et leur biologie.* Bull. Inst. Océanogr. Monaco 59: 1-20.

— 1964. *Observations sur la développement de Tergipes despectus.* C. R. Acad. Sc. Paris 258: 1635-1637.

Tchang Si, 1931. *Contribution à l'étude des Mollusques Opisthobranches de la Côte Provencale.* Lyon.

Thompson, T. E. 1964. *Grazing and life cycles of British Nudibranchs.* Brit. Ecol. Soc. Symp. 4: 275-297.

— 1966. *Studies on the reproduction of Archidoris pseudoargus (Rapp).* Phil. Trans. Roy. Soc. London 250: 343-375.

Tiberi, N. 1880. *Mollusci Nudibranchi del Mediterraneo.* Bull. Soc. Mal. Ital. 4: 182-242.

Trinchese, S. 1872. *Un nuovo genere della famiglia degli Eolididae.* Estr. Ann. Museo Curico Hist. Nat. Genova 2: 87-131.

— 1877-1881. *Eolididae e Famiglie affini del porto di Genova,* 1 und 2.

— 1881. *Breve Descrizione dei nuovi generi Lobiancoia e Forestia.* Ren. Acc. Sc. Fis. Mat. Napoli 4 e 5.

— 1882. *Breve descrizione d'una specie del genere Berghia.* Rend. Accad. Napoli 21: 188-189.

— 1883. *Di una nuova forma del genere Lomanotus e del suo sviluppo.* Rend. Acc. Sc. Fis. Mat. Napoli 3: 1-4.

— 1885. *Diagnosi del nuovo genere Govia.* Rend. Acc. Sc. Fis. Mat. Napoli 6: 179-180.

— 1889. *Descrizione del nuovo genere Caloria.* Mem. R. Accad. Sci. Ist. Bologna 9: 291-295.

— 1891. *Descrizione del nuovo genere Bosellia.* Mem. R. Accad. Sci. Ist. Bologna S.V., 1: 1-8.

— 1892. *Nuovi Ascoglossi del Golfo di Napoli.* Rend. Accad. Sci. Fis. e Mat. (Soc. R. Napoli) S. II, 4: 154-155.

— 1893. *Nuovi Osservazioni sulla Placida viridis.* Mem. Accad. Sci. Ist. Bologna S. V, 3: 1-11.

— 1895. *Ricerche anatomiche sul Phyllobranchus borgninii.* Mem. Accad. Sci. Ist. Bologna S. V, 375-384.

— 1896. *Ricerche anatomiche sulla Hermaea cremoniana.* Mem. Accad. Sci. Ist. Bologna, 1-13.

VAYSSIÈRE, A. 1885. *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques Opisthobranches du Golfe de Marseille.* Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille 2: 1888. loc. cit. 2; 1902. loc. cit. 6; 1903. loc. cit. 8.

— 1913. *Mollusques de la France et des Régions voisines.* Paris, 1-415.

VÉRANY, G. 1846. *Catalogo degli animali invertebrati marini del Golfo di Genova e Nizza.* Genova.

WIRZ-MANGOLD, K. e U. WYSS, 1958. *Opisthobranches, in Faune marine des Pyrénées-Orientales.* 3: 5-71.

Tome 75, nº 7 — Mars 1968

Zur embryonalen und postembryonalen Entwicklung des Mitteldarmes bei Limaciden und Arioniden

(Gastropoda, Pulmonata)

von

Marianne WEISS
Zoologische Anstalt der Universität Basel

Mit 24 Abbildungen

INHALTSVERZEICHNIS

I. EINLEITUNG

Die Entwicklung der Pulmonaten unterscheidet sich stark von der Grundform der Gastropodenontogenese. Die typischen, für das frühzeitige freie Leben bestimmten Merkmale der Trochophora und des Veligers sind bei den Pulmonaten, die ihre Entwicklung innerhalb der Eihüllen durchlaufen, meistens weitgehend reduziert. In Anpassung an das Leben im Ei sind neue Strukturen entstanden. Diese stehen vor allem in Zusammenhang mit der Atmung und der Ernährung, die beim Pulmonatenembryo, der sich von der Umgebung abgeschlossen entwickelt, kompliziert wurden. Besonders die Aufnahme und di

Verarbeitung des im Ei enthaltenen Eiweisses, das, abgesehen von der geringen, in der Eizelle enthaltenen Dottermenge, anfänglich die einzige Nahrung darstellt, bedingen die Ausbildung besonderer, der Bewältigung der Nährstoffe dienender Strukturen.

Bei den Pulmonaten wird nach den Angaben aller Autoren frühzeitig ein im Mitteldarmbereich gelegener Abschnitt, der sogenannte Eiweissack, für die Eiweissverdauung differenziert. Über sein späteres Schicksal gehen jedoch in der Literatur die Meinungen stark auseinander. Nach den einen Autoren zerfällt er gegen Ende der Embryonalperiode, während andere einen Übergang in die Mitteldarmdrüse des Adulttieres angeben. In einzelnen Arbeiten werden zudem noch weitere eiweissverdauende Abschnitte erwähnt, die gleichfalls Teile der späteren „Leber" darstellen sollen (MEISENHEIMER (1898), GHOSE (1962)).

Die Untersuchungen von BLOCH (1938) haben die Verhältnisse für die Wasserpulmonaten geklärt. Sie zeigen, dass bei den Basommatophora der Eiweissack ein rein larvales Organ darstellt, das gegen den Schlüpfmoment zu zerfällt und später vollständig verschwindet. Weiterhin bestehen bleiben die Widersprüche zwischen den Arbeiten, in denen stylommatophore Arten Gegenstand der Untersuchung sind. Ein vollständiges Atrophieren des Eiweissackes wird bei diesen Formen nur von GHOSE (1962) für *Achatina* angegeben. Nach allen übrigen Autoren wird der Eiweissack in die adulte „Leber" mit einbezogen. Über den Anteil, den das Eiweissorgan an der Bildung der Mitteldarmdrüse nimmt, werden jedoch verschiedene Meinungen geäussert. GEGENBAUR (1851), FOL (1880), BROCK (1886) und CARRICK (1939) leiten die adulte „Leber" einzig aus dem Eiweissorgan ab. Nach JOURDAIN (1884) besteht neben dem sich zur Mitteldarmdrüse umbildenden Eiweissack noch eine „glande hépatique annexe". MEISENHEIMER dagegen nimmt als Ausgangspunkt der Leberentwicklung die Bildung zweier Magendivertikel an. Das Eiweissorgan soll sich später umwandeln und sich dem einen der Leberlappen angliedern. Ein alleiniges Hervorgehen der Mitteldarmdrüse aus zwei Magendivertikeln wird dort angegeben, wo ein vollständiger Zerfall des Eiweissorganes beschrieben wird, bei *Achatina* (GHOSE) sowie bei den Basommatophora (BLOCH).

Eine genauere histologische Darstellung der Entwicklungsvorgänge im Mitteldarmbereich wird in der Literatur nirgends gegeben. Von den früheren Autoren wurden vor allem die Frühstadien der Mitteldarmentwicklung ausführlicher behandelt; die weiteren Differenzierungen jedoch, die zum Erreichen der Adultstrukturen führen, sind nicht eingehender untersucht worden. In der vorliegenden Arbeit wurde deshalb versucht, die Mitteldarmorgane von ihrer Anlage bis zur definitiven Ausgestaltung zu verfolgen. Einerseits ging es darum zu ermitteln, welche Mitteldarmabschnitte für die Eiweissverdauung differenziert oder sonst in irgendeiner Weise von der embryonalen Ernährungsart beeinflusst werden. Anderseits stellte sich die Frage, ob der zur Eiweissverarbeitung speziali-

sierte Teil des Mitteldarmes auch bei den stylommatophoren Nacktschnecken ein rein larvales Nährorgan darstellt, wie für die Basommatophora nachgewiesen wurde, oder ob er die Vorstufe eines späteren Adultorganes bildet, das vorübergehend eine der embryonalen Ernährung angepasste Struktur annimmt und sich später zur Adultform umgestaltet.

Herrn Prof. Dr. A. Portmann danke ich herzlich für die Leitung der Arbeit. Ebenso gilt mein Dank Herrn Dr. L. Forcart für seine Hilfe beim Bestimmen des Materials und Frau E. Fioroni für ihre Ratschläge bei der Herstellung der Präparate.

II. MATERIAL UND METHODEN

Zur Untersuchung gelangten sechs Arten aus der Ordnung der Stylommatophora:

Deroceras reticulatum Müll. (Syn. *Agriolimax* Mörch)
Limax maximus L.
Limax cinereoniger Wolf
Arion rufus L.
Arion subfuscus Draparnaud
Helix pomatia L.

Die im Freien eingesammelten Schnecken wurden in Gefässen gehalten, deren Boden mit einer feuchten Erdschicht bedeckt war. Die Eier wurden aus den Behältern entfernt und zur Aufzucht meist in Petrischalen gebracht. Die gründlich gereinigten, in der Mitte der Schale aufgeschichteten Eier waren mit feuchtem Fliesspapier umgeben; die Eier selbst blieben dabei auf dem Trokkenen. Durch häufiges Lüften der Gefässe und regelmässiges Entfernen des Kondenswassers liess sich eine Verpilzung der Eier verhindern.

Die Embryonen wurden vor der Fixierung in Wasser aus den Eiern präpariert. Von den verschiedenen ausprobierten Fixiermitteln bewährten sich die sublimathaltigen (Susa nach Heidenhain, Sublimat-Eisessig nach Carrick, Kobaltnitrat-Sublimat nach Da Fano) am besten. Das Material wurde über Isopropyl-Alkohol in ein niedrigschmelzendes Paraffin geführt; der Aufenthalt in den höher prozentigen Alkoholen lässt sich dabei auf ein Minimum einschränken. Ein Sprödwerden des Eiweisses kann jedoch trotzdem nicht verhindert werden. Vollständige Schnittserien lassen sich nur durch ein Anquellen des Eiweisses erreichen. Die Schnittfläche der auf einem Schlittenmikrotom eingespannten Blöcke wurde, sobald die splitternden, eiweissenthaltenden Abschnitte des Embryos getroffen waren, einige Minuten mit einem nassen Wattebausch bedeckt. Das Objekt lässt sich danach meist über ein grösseres Stück wieder gut schneiden. Im Vergleich mit

ungequollenen und einzelnen in Celloidin eingebetteten Präparaten, liessen sich die durch die Quellungsmethode hervorgerufenen strukturellen Veränderungen gut feststellen.

Die Schnittdicke betrug meistens 5 μ. An Färbemethoden wurden benützt: Saures Hämalaun (n. Mayer) mit Benzopurpurin oder Orange G als Gegenfärbung, Azan, Hämatoxylin-Eosin-Lichtgrün (Prenant), Fuchsin-Melanilgelb-Lichtgrün (Millot) und die PAS-Methode (Mod. Anat. Basel).

Für die Lebendbeobachtung wurden die ersten Embryonalstadien mit Kokain, die späteren und bereits geschlüpfte Tiere mit MS 222 (Sandoz) betäubt.

Die Entwicklungsdauer der Schnecken ist stark von der Temperatur abhängig (auch Künkel (1916)). Sie beträgt bei 18-20° C im Durchschnitt für die einzelnen Arten:

Deroceras	16-19 Tage
Limax	20-25 Tage
Arion	30-40 Tage.

Innerhalb eines Geleges verläuft die Entwicklung trotz gleichen äusseren Bedingungen nicht bei allen Embryonen gleich rasch, sodass der Schlüpfmoment durch individuell verschiedene Entwicklungsgeschwindigkeiten um mehrere Tage variieren kann. Es ist deshalb nicht möglich, für die einzelnen Entwicklungsschritte für alle Individuen geltende Altersangaben zu machen. Carrick (1939) gliederte aus diesem Grund die Embryonalperiode in sechs Stadien auf, wobei sich seine Unterteilung auf äussere Merkmale stützt. Die äusserlich sichtbaren Entwicklungsschritte stellen aber nicht unbedingt auch Einschnitte in der Ausbildung der inneren Organe dar. In der vorliegenden Arbeit wurde deshalb die Embryonalperiode in drei Abschnitte unterteilt, die sich auf wichtige Stufen im Entwicklungsablauf des Mitteldarmes beziehen. Sie folgen sich mit fliessenden Übergängen.

III. UNTERSUCHUNGEN AN DEROCERAS

A. Embryonale Phase

1. Erste Periode

a) *Allgemeine Entwicklungsvorgänge*

Die früheste Entwicklungsperiode umfasst die Furchung und die Gastrulation des Keimes sowie die Ausbildung der ersten Organanlagen. Diese Entwicklungsschritte lassen einen Embryo entstehen, an dem sich äusserlich die Anlagen von Fuss, Mantel, Kopfblase und Tentakel zeigen (Abb. 1). Im Körper-

inneren sind Schalensack, Urniere, Oesophag, Magen, Darm und Eiweissack deutlich zu erkennen. Diese Frühphase ist von mehreren Autoren ausführlich beschrieben und in Abbildungen dargestellt worden: Für *Limax maximus* von Fol (1880), Kofoid (1893) und Meisenheimer (1897 und 1898); für *Deroceras* von Carrick (1939). Es werden deshalb in den folgenden Abschnitten einzig die Differenzierungsprozesse, die sich im entodermalen Gewebe abspielen, eingehender geschildert; sie sind als Ausgangspunkt für besondere Entwicklungsvorgänge im Mitteldarmsystem späterer Stadien wichtig.

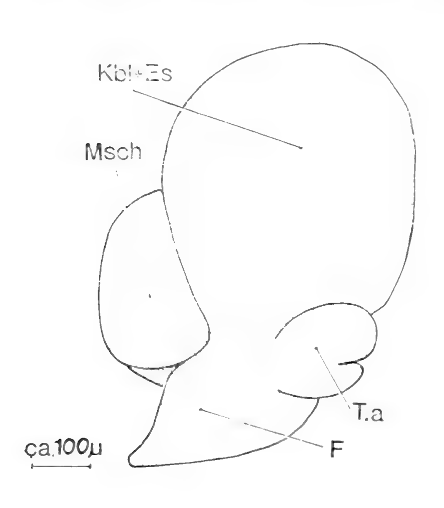


Abb. 1.

Embryo von *Deroceras* gegen Ende der ersten Entwicklungsperiode.

T. a. = Tentakelanlage.

b) *Eiweissack*

Bildung der Eiweissvakuolen

Die ersten Andeutungen einer Spezialisierung zeigen die Entodermzellen auf dem Stadium der späten Gastrula. Gleichlautende Angaben finden sich in den Arbeiten von Fol, Kofoid, Meisenheimer und Carrick.

Bei der frühen Gastrula stimmen die ins Innere verlagerten Zellen in ihrem Bau noch vollkommen mit den aussen gelegenen, ektodermalen überein. Am apikalen Zellrand, das heisst auf der gegen die Gastralhöhle gerichteten Seite der Zelle, liegen im Plasma mehrere kleine Vakuolen, die sich mit verschiedenen Farbstoffen anfärben. Im entgegengesetzten basalen Teil der Zelle ist der Kern enthalten.

Etwas später bildet sich in einem Teil der Zellen, die das Gastrallumen auskleiden, eine einzelne grössere Vakuole aus, die sehr rasch an Umfang zunimmt. Sie ist im mittleren Teil der Zelle zwischen Kern und kleinen apikalen Vakuolen gelegen. Von dieser Differenzierung ausgenommen bleiben einzig die Zellen des hintersten, nahe der Schalendrüse gelegenen Abschnittes.

Die weitere Vergrösserung der Vakuole führt zu einer starken Ausdehnung der einzelnen Zellen und damit auch des ganzen vakuolentragenden Bezirkes, der sich als rundlicher Sack nach vorn und dorsal vorzuwölben beginnt (Abb. 2). Es entsteht das auffällige Nährorgan des Embryos, das in der Literatur als Eiweissack, Eiweissorgan, „poche nourricière“ (Fol), „hepatic lobe“ (Carrick),

„sac vitellin" (VAN BENEDEN und WINDISCHMAN (1841)), Dottersack (GEGENBAUR (1851), O. SCHMIDT (1851)), bezeichnet wird.

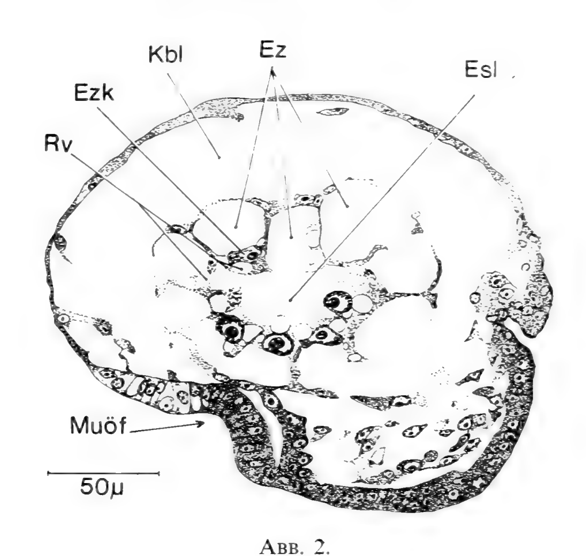


ABB. 2.

Junger Keim *(Deroceras)* ca. Mitte der ersten Entwicklungsperiode, leicht schräger Sagittalschnitt.

Eiweisszellkerne

Bald nach dem Erscheinen der zentralen Vakuole ändert der Kern seine Lage. Er rückt in den apikalen Teil der Zelle vor, wo er in die Nähe der kleinen Randvakuolen zu liegen kommt. In einzelnen Fällen schliesst er sich der gegen das Lumen gerichteten Zellmembran an.

Über die Lage der Kerne gehen in der Literatur die Ansichten auseinander. Die einen Autoren geben die Kerne am apikalen Zellrand gelegen an und bringen sie in Beziehung zur dort erfolgenden Eiweissaufnahme (RABL (1879), FOL (1880)). Nach anderen Beschreibungen finden sie sich auch basal oder seitlich. Die Verschiedenheit der Meinungen mag teilweise darauf zurückzuführen sein, dass nicht gleiche Schneckenarten zur Untersuchung verwendet wurden. Bei den Limaciden — das gleiche scheint auch für *Arion* und *Helix* zu gelten — ist der Kern auf diesen frühen Stadien in allen Zellen, die eine gut ausgebildete, grosse Vakuole enthalten, auf der dem Gastrallumen zugewandten Seite zu finden. (Abb. 2). Die gleiche Lage geht aus den Abbildungen in der Arbeit von CARRICK *(Agriolimax)* hervor, ohne dass sie dort allerdings erwähnt wird. Weiterhin wird sie von FOL betont, dessen Angaben sich sowohl auf die Styl- wie auch auf die Basommatophora beziehen. Nach den Befunden von BLOCH (1938) und RAVEN (1946) dagegen lässt sich beim Eiweissack der Basommatophora keine regel-

mässige Anordnung der Kerne feststellen. Sie können auf dem gleichen Schnittbild „bald auf dieser, bald auf jener Seite... der Zelle gelegen sein" (Bloch).

Anfänglich sind die Kerne im ganzen Keim von ziemlich einheitlicher Grösse (Durchmesser ca. 8μ). Bei den Zellen des Eiweissackes tritt mit der Grössenzunahme der Vakuole auch eine Vergrösserung der Kerne auf. Am Ende dieser ersten Entwicklungsperiode beträgt der Durchmesser bei Kernen, die ihre mehr oder weniger kuglige Gestalt noch beibehalten haben, 15-20μ, bei länglichen Kernformen bis zu 25μ.

Später beginnen die Kerne ihre ursprünglich kuglige Gestalt zu verlieren. Die Schnitte zeigen zuerst vor allem ovale bis längliche Kerne, die sich häufig entlang dem apikalen Rand der Zelle erstrecken und einen guten Teil der gegen das Lumen gerichteten Seite einnehmen. Im Laufe der weiteren Entwicklung treten immer unregelmässigere Formen auf. Einzelne Kerne legen sich der grossen Vakuole, die sich oft gegen das Lumen leicht vorwölbt, an. Häufiger werden die Kerne durch die ihnen dicht anschliessenden Randvakuolen stark eingebuchtet (Abb. 3).

Die feine Granulierung des frühembryonalen Kernes ist verschwunden und in eine grobschollige Struktur übergegangen.

Auf frühen Embryonalstadien enthalten die Kerne aller Zellen mehrere Nukleolen. Ihre Anzahl wird allmählich reduziert, was auch Raven (1946) für *Lymnaea* erwähnt. In den Kernen der Eiweisszellen findet sich später nur noch je ein Nukleolus. Er dehnt sich gleichzeitig mit dem Kern sehr stark aus und erweitert seinen Durchmesser von 2-3μ bis auf 5-7μ. Er ist am häufigsten kuglig bis ovoid. Bei langgestreckten Kernen kann auch er eine längliche Form aufweisen, wobei in einzelnen Fällen eine Länge von 10μ festgestellt wurde. Unregelmässiger geformte Nukleoli wie sie Raven bei *Lymnaea* beschreibt, treten bei *Deroceras* nicht auf.

Die Nukleolen sind nie homogen, sondern zeigen in ihrem Inneren verschiedene Bezirke, die sich durch ihr färberisches Verhalten voneinander unterscheiden. Das Vorkommen solcher Strukturen ist nach Mirsky/Osawa (1961) und Grundmann (1964) in zahlreichen Arbeiten für die verschiedensten Tierarten beschrieben worden. Auch Raven (1946) erwähnt bei frühen Stadien von *Lymnaea* eine stärker lichtbrechende Innenzone der Nukleoli, die anfangs auch in den Nukleolen der Vakuolenzellen auftritt, dort aber bald verschwindet. Bei *Deroceras* ist sie dagegen gerade in den Eiweisszellen besonders deutlich sichtbar (Abb. 2 und 3). Am häufigsten enthalten die Nukleolen im Zentrum eine einzelne Blase, die bei sehr starker Ausbildung den Nukleolus fast gänzlich ausfüllt (Abb. 3). Eine grössere Vakuole kann auch von einigen kleineren umgeben sein oder es finden sich in einem Nukleolus mehrere gleich grosse (Abb. 2). Bei der Hämalaun-Benzopurpurin-Färbung nehmen die Hauptmasse des Nukleolus einen intensiv blauen, die in ihr enthaltenen Vakuolen dagegen

einen grau-blauen oder roten Farbton an. Dabei können Vakuolen, die im gleichen Nukleolus gelegen sind, sich bei der Färbung unterschiedlich verhalten. Bisweilen ist einer blauen Vakuole eine kleinere, rotgefärbte Partie kappenartig angelagert.

Zur Eiweissaufnahme

RAVEN gibt an, dass der intrazellulären Verdauung des Eiweisses eine extrazellulär ablaufende vorangehe. Er bringt damit kleine, im Lumen liegende Bläschen in Zusammenhang, in denen er Sekretionsprodukte der Entodermzellen vermutet. Kleine, bläschenartige Strukturen sind auch bei *Deroceras* in der Nähe des Zellrandes zu erkennen. Bei den kleineren der am Zellapex gelegenen Vakuolen lässt sich auf frühen Stadien jedoch oft nicht entscheiden, ob sie intra-oder extrazellulär gelegen sind, was auch BLOCH bei *Lymnaea* erwähnt.

Nach BLOCH (1938) und RAVEN (1946) wird das aufgenommene Eiweiss zuerst in den kleineren Vakuolen angehäuft und gelangt dann nach einer chemischen Transformation in die grosse Vakuole. Das färberische Verhalten der Randvakuolen bekräftigt diese Annahme. RAVEN erwähnt, dass sich bei *Lymnaea* die grosse Vakuole in der Farbreaktion von den kleineren Randvakuolen unterscheidet, wobei die kleinen sich gleich anfärben wie das im Lumen des Eiweissackes gelegene Eiweiss.

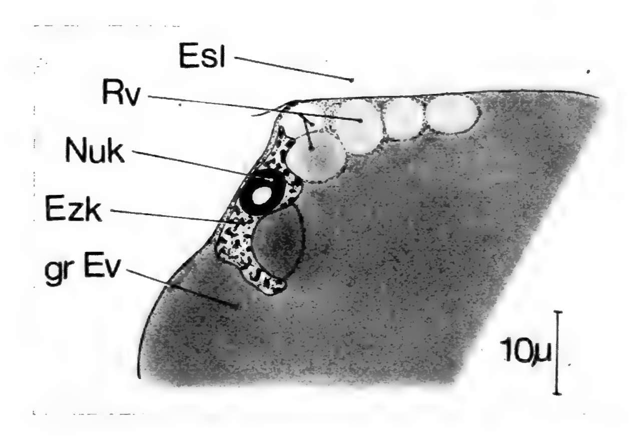


ABB. 3.

Schnitt durch die apikale Partie einer Eiweisszelle, Form und Lage des Kernes, Färbeunterschiede der Randvakuolen.
Nuk: Nukleolus.

Bei *Deroceras* ist diese Situation insofern noch deutlicher, als sich hier auch bei den Randvakuolen Färbeunterschiede ergeben (Abb. 3). Oft lässt sich an Zellen, die am apikalen Rand mehrere übereinandergelegene kleine Vakuolen

enthalten, die vom Lumen her fortschreitende Umsetzung deutlich verfolgen: Die äussersten, dem Eiweissacklumen anliegenden, entsprechen in der Färbung meist dem Lumeninhalt, die mittleren zeigen häufig Mischtöne, während die innersten gleich wie die grosse Vakuole angefärbt sind. Dem Kern können gleichzeitig kleine Vakuolen aller Farbvarianten anliegen.

Die auffällige Verlagerung der Kerne lässt sich mit einer aktiven Beteiligung des Kernes an den am Lumenrand stattfindenden physiologischen Prozessen in Zusammenhang bringen. MEISENHEIMER (1898) gibt zwar an, dass der Kern durch das starke Anschwellen der Vakuole beiseite gedrängt werde. Mit dieser rein mechanischen Deutung der Kernverlagerung ist jedoch nicht erklärt, weshalb der Kern in ausnahmslos allen grossen Vakuolenzellen auf die apikale Seite zu liegen kommt. Viel eher wäre eine durch den Vakuolendruck bedingte Verschiebung gegen die Zellbasis hin zu erwarten. Die Kerne bewegen sich jedoch dem vom Lumen her eindringenden Eiweiss entgegen. Ebenso lässt sich unmittelbar nach der Verlagerung auch an der Form der Kerne keine besondere Druckeinwirkung ersehen.

Eine analoge Kernwanderung beschreibt HOFFMANN (1902) bei den Entodermzellen des Prosobranchiers *Nassa*. Die Verlagerung der Makromerenkerne schreibt er der Wirkung der Schwerkraft zu, die für die Pulmonaten bei der unterschiedlichen Lage ihrer rund ums Lumen angeordneten Eiweisszellen als Ursache nicht in Betracht kommt. Bei den übrigen Entodermzellen, die in einer den Mitteldarmzellen der Limaciden vergleichbaren Weise Vakuolen ausbilden, nennt er die Verlagerung des Kernes gegen das Lumen zu eine Taxisform. Er vergleicht sie mit ähnlichen Vorgängen wie sie bei Drüsenzellen in Verbindung mit Sekretionsprozessen vorkommen.

Bei *Deroceras* weisen auch die übrigen Veränderungen, die sich während der Vakuolisierung am Kern zeigen, darauf hin, dass der Kern an den Stoffwechselvorgängen, die sich am apikalen Zellrand abspielen, beteiligt ist. Die Merkmale, die nur den Eiweisszellkernen zukommen oder an ihnen besonders deutlich ausgeprägt sind, deuten auf eine gesteigerte Aktivität der Kerne hin und lassen sich mit besonderen funktionellen Leistungen in Zusammenhang bringen.

Auch in dieser Hinsicht unterscheiden sich die untersuchten Stylommatophora-Arten von den Basommatophora. Bei den von BLOCH (1938) beschriebenen Süsswasserpulmonaten „lässt das histologische Bild der Kerne keine Schlüsse auf ihre Beteiligung an dieser Tätigkeit der Zellen" (= Eiweissaufnahme) „zu".

Auf welche Weise die Kerne in das Stoffwechselgeschehen eingreifen, lässt sich mit den hier angewandten gewöhnlichen histologischen Methoden nicht feststellen. RAVEN (1946) schreibt bei *Lymnaea* dem Nukleolus eine starke metabolische Aktivität zu. Er vermutet, dass die inneren Nukleolusblasen periodisch ins Nukleoplasma entleert werden. Zudem sollen vom 120-Zellstadium an bei *Lymnaea* ganze Nukleolen die Kernmembran durchbrechen und ins Cytoplasma zu liegen kommen. Auch bei *Deroceras* sind häufig Nukleolen, die in allen ihren

Strukturen vollständig erhalten sind, teilweise oder ganz ausserhalb des Kernes gelegen. Die Möglichkeit, dass nicht ein normaler physiologischer Vorgang, sondern ein technisches Artefakt vorliegt, ist bei *Deroceras* allerdings wahrscheinlicher. Für diese Annahme spricht die Tatsache, dass ausserhalb der Kerne gelegene Nukleolen eine häufige Erscheinung sind und sich auch bei Zellen des Bindegewebes wie der äusseren Körperdecke finden. In einzelnen Fällen wurden Nukleolen nicht nur extranukleär, sondern auch extrazellulär in Gewebelücken oder ausserhalb des Embryos im Eiweiss beobachtet. Sie dürften kaum mehr als in normaler Weise sekretiert zu betrachten sein.

c) *Kleinzelliger Mitteldarmabschnitt*

Magen

Wie schon erwähnt wurde, wird das Epithel des hintersten, nahe der Schalendrüse gelegenen Teiles der Gastralhöhle nicht in die Bildung des Eiweissackes mit einbezogen. Häufige Mitosen erhöhen die anfangs geringe Zahl dieser undifferenzierten Zellen rasch. Trotzdem bleibt dieser Abschnitt vorerst in seiner Ausdehnung weit hinter dem sich gewaltig ausbreitenden vorderen zurück.

Die kleinzellige Partie stellt die Anlage des Magens dar, aus der später noch weitere Teile des Mitteldarmes hervorgehen. Durch eine leichte Verengung in der Übergangszone wird die ursprüngliche Gastralhöhle in einen Magen- und einen Eiweissackabschnitt unterteilt (Abb. 6a). Bis zum Ende der ersten Entwicklungsperiode ist dieser Vorgang nicht sehr weit fortgeschritten; die beiden Organe stehen noch durch eine weite Öffnung miteinander in Verbindung. Die besonders gestaltete Übergangszone soll in einem späteren Abschnitt genauer beschrieben werden.

Die Zellen des Magenabschnittes sind kubisch bis zylindrisch. Sie messen in der Höhe um 10-12 μ. Die apikale Hälfte der Zelle ist von dichtem Plasma erfüllt die basale wird fast vollständig vom Kern eingenommen.

Enddarm

Als Enddarm wird der vom Magen zum After führende Abschnitt des Verdauungskanales bezeichnet. Er geht nach CARRICK (1939) aus dem Entoderm hervor. Die Darstellung MEISENHEIMER's, der für *Limax* eine Ektodermeinstülpung als Darmanlage angibt, erscheint unwahrscheinlich. Die Entstehung des Darmes wurde hier nicht genauer verfolgt.

Am Ende der ersten Entwicklungsperiode zieht der Darm als gerades Rohr bis zum hinteren Mantelrand. Ein Durchbruch nach aussen ist noch nicht festzustellen. Er erfolgt jedoch wenig später, ungefähr in der Mitte der Embryonalzeit. Das späte Auftreten der Analöffnung wird auch von CARRICK für *Agriolimax*,

von Meisenheimer für *Limax* und von Bloch für die Wasserpulmonaten angegeben, wo sie sogar erst nach dem zweiten Drittel der Embryonalzeit vorhanden ist.

Im histologischen Bau stimmt der kurze Darmabschnitt mit dem Magen überein.

Vorderdarm

Der Vorderdarm ist nach der Mehrzahl der Autoren bei den Pulmonaten vom Ektoderm herzuleiten. Carrick allerdings rechnet bei *Agriolimax* den Oesophag ganz zu den entodermalen Darmteilen, während er nach Meisenheimer *(Limax)* aus Anteilen beider Keimblätter gebildet wird.

Die Mundöffnung entsteht, wie auch meist in der Literatur angegeben wird, an Stelle des Blastoporus.

Auf frühen Stadien enthalten auch die Zellen der Vorderdarmanlage apikal die kleinen, intensiv gefärbten Eiweissvakuolen, wie sie für die Ektodermzellen an der Aussenseite des Embryos typisch sind. Diese Differenzierung verschwindet bald, und die Zellen werden von einem gleichmässig dichten Plasma ausgefüllt.

Frühzeitig bildet sich der von verschiedenen Autoren erwähnte dorsale Längswulst aus, der mit cilientragenden Zellen besetzt ist. Die Cilien stellen eine transitorische Einrichtung dar, durch die während der Embryonalperiode das Eiweiss von der Mundöffnung zum Mitteldarm befördert wird. In diesen spezialisierten, bis zu 25 μ hohen Zellen tritt eine grössere Vakuole auf. Gleichzeitig rückt der Kern an den Apex der Zelle vor. Entgegen den Angaben von Raven (1958) und in Übereinstimmung mit der Darstellung von Carrick (1939) trägt der dorsale Längswulst mehr als eine Reihe Cilienzellen. Sie setzen sich auf der Aussenseite des Embryos ein Stückweit gegen die Kopfblase fort (auch Meisenheimer und Fol). Die aussen gelegenen Zellen sind häufig grösser. Der Tätigkeit ihrer Cilien mag ein oft am lebenden Embryo beobachteter Eiweisstrom zuzuschreiben sein, der sich zwischen den Tentakelanlagen zur Mundöffnung bewegte. Meisenheimer erwähnt als einziger, dass bei *Limax* „hinter der Radulatasche auf eine kurze Strecke hin im Oesophag ähnlich vakuolisierte Zellen auftreten, wie sie der dorsale Wimperwulst zeigt". Bei *Deroceras* finden sich an dieser Stelle einige wenige Cilienzellen, die sich von den dorsalen durch ihre besondere Grösse unterscheiden.

Die Radulatasche stellt am Ende dieser ersten Periode bereits eine tiefe Aussackung der ventralen Vorderdarmwand dar. Es werden in ihr schon bald die ersten Zähne gebildet.

2. Zweite Periode

a) *Allgemeine Entwicklungsvorgänge*

Im Laufe der zweiten Entwicklungsperiode erfolgt vor allem eine weitere Ausgestaltung der in der ersten Embryonalphase angelegten Organe (Abb. 4)

Herz und Niere beginnen sich in der stark vergrösserten Mantelregion herauszudifferenzieren. Die Urniere ist jedoch weiterhin erhalten und ebenso beruht die Zirkulation allein auf der Tätigkeit von Kopfblase und Podocyste, die in diesem Entwicklungsabschnitt ihre grösste Ausdehnung erreichen. Kontraktionen des

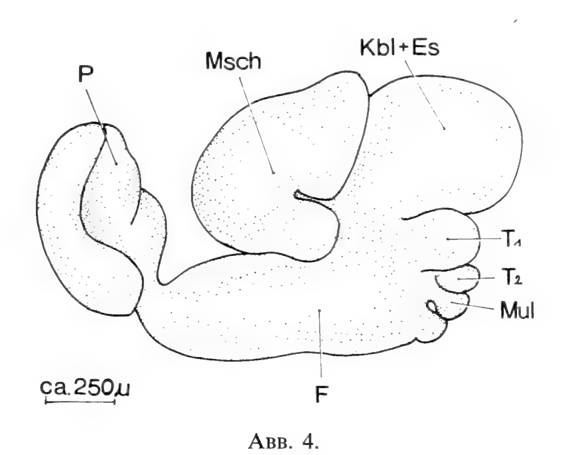


Abb. 4.

Deroceras am Ende der zweiten Entwicklungsperiode.

Mantelhöhlenbodens, wie sie sich bei *Limax* und *Helix* zur Unterstützung der Kopfblasen- und Podocystenbewegung finden, liessen sich bei *Deroceras* nicht beobachten. In der Kopfregion bilden sich die Tentakel und Mundlappen aus. Gleichzeitig wächst der Ganglienkomplex heran. Nähere Angaben über diese allgemeinen Entwicklungsschritte finden sich für *Deroceras* bei Carrick, für *Limax* bei Meisenheimer.

Für die Entwicklung des Verdauungssystemes sind die Bildung grösserer Mitteldarmdrüsenabschnitte und das Eindringen der Organe in den Fuss von besonderer Bedeutung.

b) *Eiweissack*

Die Vergrösserung des Eiweissackes setzt sich in der zweiten Periode fort. Die Eiweissaufnahme geht weiter, und der Umfang der Vakuolen nimmt kontinuierlich zu. Das höchste Ausmass erreicht die Eiweissanhäufung in den Eiweisssackzellen ungefähr am Ende dieses Entwicklungsabschnittes. Die Ausdehnung der Zellen erfolgt in allen Richtungen, sodass die grössten Vakuolenzellen schliesslich sowohl in der Höhe als auch in der Breite meistens mehr als 100μ, oft um 150μ messen. Als Höchstwerte wurden bei den in der Sackspitze gelegenen Zellen Seitenlängen von 200μ festgestellt. Der Grad der Vakuolisierung ist äusserst variabel und schwankt von Individuum zu Individuum. Auf die

Tatsache, dass sich im gleichen Embryo nebeneinander Eiweissvakuolen von sehr unterschiedlicher Grösse finden, wird später noch einmal hinzuweisen sein.

Die grosse, prallgefüllte Vakuole buchtet die Zelle sowohl gegen die Lumen- wie gegen die Aussenseite des Eiweissackes, wo sich nicht der Druck benachbarter Zellen entgegenstellt, stark aus. Der durch die Kopfblase ausgeübte Druck kann am Eiweissack die Bildung von Eindellungen hervorrufen. Vor allem bei den grossen Limacidenarten treten häufig solche Verformungen auf, die sich beim Weichen des Druckes (Narkotika, Verletzungen) wieder ausgleichen.

In der gegen das Lumen gerichteten Zellkuppe sind oft keine kleinen Vakuolen mehr zu finden. Sie haben sich gegen den zwischen zwei Zellen liegenden, zwickelförmigen Einschnitt hin konzentriert, wo sie häufig zu mehreren übereinander liegen. Die weiterhin unterschiedliche, teils dem Lumen-, teils dem Vakuoleninhalt entsprechende Färbung der Randvakuolen deutet an, dass die Eiweissaufnahme und -verarbeitung noch voll im Gange ist.

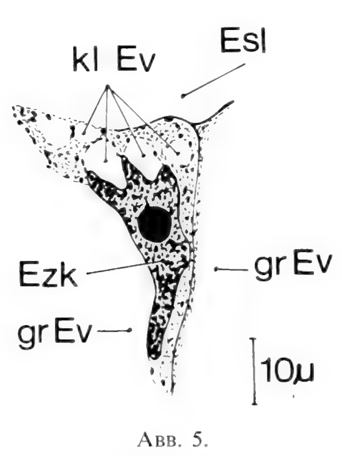


Abb. 5.

Eiweisszellkern, im apikalen „Zwickel", zwischen zwei Eiweissvakuolen gelegen.

Zu Beginn dieses Entwicklungsabschnittes macht sich erneut eine Lageveränderung des Kernes bemerkbar. Diese zweite Wanderung erstreckt sich über eine längere Zeitspanne als die erste und erfolgt über verschiedene Zwischenstufen. Sie bringt den Kern schliesslich gegen den Schlüpfmoment zu wiederum in seine ursprüngliche, basale Ausgangslage zurück. Vorerst verlagert er sich gleich wie die Randvakuolen aus der vorgebuchteten Partie gegen den seitlichen Rand der Apikalseite. Er kommt in den „Zwickel" zu liegen, wo er sich der Längsseite der Zelle entlang streckt (Abb. 5). Manche Kerne stossen bis gegen das Lumen des Eiweissackes vor, häufiger sind zwischen Zellrand und Kern eine bis mehrere kleine Vakuolen gelegen. Diese Lage wird meistens während längerer Zeit beibehalten. Allerdings erfolgt, wie schon bei der ersten Verlagerung erwähnt wurde, der Bewegungsablauf nicht synchron, sodass auf einem Schnitt die Kerne unterschiedliche Stellungen zeigen können.

Gleich wie bei der ersten Verschiebung, die zur apikalen Lage der Kerne führte, scheinen auch für die rückläufige Bewegung nicht physikalische Kräfte verantwortlich zu sein. Sie mögen in gewissen Situationen mit dazukommen, als Ursache für die Wanderung sind sie auch hier nicht anzusehen. Auffällig ist vor allem, dass die Rückbewegung einsetzt, bevor die höchste Entwicklungsstufe der Zellen erreicht ist.

Die an der Längsseite der Zelle zwischen Zellmembran und der wachsenden Vakuole eingeengten Kerne nehmen die Form von flachen Scheiben an. Kerne, die beim Schneiden von der Schmalseite getroffen wurden, stellen bis zu 35µ lange und oft weniger als 5µ breite Stäbchen dar. Die Randvakuolen, die dem Kern anliegen, bestimmen weiterhin seine Form. Vor allem das apikale Kernende, das am stärksten zwischen die kleinen Vakuolen eingebettet ist, ist stark unregelmässig geformt (Abb. 5).

Auf diesem Stadium enthalten die Eiweisszellkerne häufig mehrere Nukleolen.

Zellvermehrung

Die Ausdehnung des Eiweissackes ist nicht nur allein auf die starke Grössenzunahme der einzelnen Zellen zurückzuführen, sondern auch auf die fortlaufende Vermehrung der vakuolisierten Zellen.

Bei einem der Gastrula folgenden Stadium sind auf einem Medianschnitt ungefähr 8-12 Vakuolenzellen um die Gastralhöhle gelagert (Abb. 2). Das Lumen des vollausgebildeten Sackes umgeben dagegen im Durchschnitt um 30 Zellen (Abb. 9). Das bedeutet, dass die Zahl der Eiweisszellen im Laufe der Entwicklung zunimmt. Eine grosse Zahl von Schnittserien wurde auf Mitosestadien innerhalb der Eiweissackzellen durchgesehen. Es liessen sich jedoch keine Anzeichen von Kernteilungen finden. Zu einem gleichen negativen Ergebnis kam auch BLOCH bei ihren Untersuchungen an *Lymnaea* (1938).

Es ist anzunehmen, dass die Eiweisszellkerne in der Phase der intensiven Eiweissverarbeitung, während derer sie in stark unregelmässiger Form vorliegen, sich nicht teilen. Erst später — wenn sie bei der Umwandlung des Eiweissackes zu einem Abschnitt der adulten Mitteldarmdrüse normalere Ausmasse annehmen — sind sie anscheinend wieder zur Teilung befähigt. Die Vergrösserung und Verformung der Kerne setzt aber ein, bevor die endgültige Zahl der Eiweisszellen erreicht ist. Da im Eiweissack alle Zellen zu Vakuolenzellen umgebildet sind, ist zu vermuten, dass die Zellvermehrung nicht im Eiweissorgan selbst erfolgt.

Bei den Limaciden sind Mitosestadien im hinteren, kleinzelligen Mitteldarmteil auffällig häufig. Es zeigt sich, dass diese starke Kernteilungsaktivität nicht nur zur Vergrösserung des Magenabschnittes führt, sondern auch zur Vermehrung der Eiweisszellen beiträgt. Während sich die Vakuolen in den wenigen ersten Eiweisszellen des Gastrulastadiums vergrössern, entstehen auch in einigen undifferenzierten Mitteldarmzellen, die sich unmittelbar an das Eiweissorgan anschliessen, Vakuolen. Diese dehnen sich ebenfalls aus und gleichzeitig werden die nächsten, weiter innen gelegenen Entodermzellen von der Vakuolisierung erfasst und dem Eiweissack angegliedert. Diese Prozesse von Neubildung einerseits und Vergrösserung bereits gebildeter Eiweisszellen anderseits laufen neben-

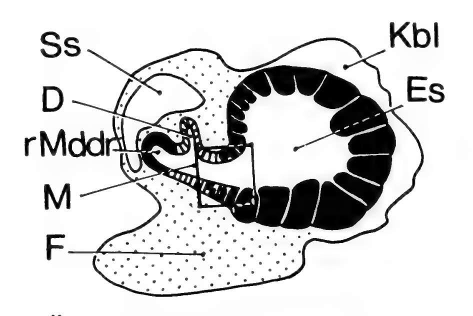
einander fortwährend weiter. Der erste dieser beiden Vorgänge, die Vergrösserung des Eiweissackes durch Zellvermehrung, erfolgt einzig am inneren Ende des Organs; der zweite, die Vergrösserung durch Volumenzunahme der einzelnen Zellen, dagegen im ganzen Organ, vor allem aber an seinem äusseren Ende.

Die später entstehenden Eiweisszellen erreichen auch in ihrer endgültigen Ausdehnung nicht die Grösse der zuerst gebildeten. Es zeigt sich vielmehr eine kontinuierliche Grössenabnahme von den riesigen, in der Spitze des Eiweisssackes gelegenen Zellen zu den innersten vollausdifferenzierten und schliesslich über die erst heranwachsenden und entstehenden Eiweisszellen bis zum undifferenzierten Epithel (Abb. 6 und 7). Der gleiche allmähliche Übergang äussert sich auch in der Lage der Kerne, die wie schon erwähnt wurde, in den grossen Vakuolenzellen vorerst noch im apikalen Teil der Zelle, bei den erst unvollständig ausgebildeten Eiweisszellen häufig in der Mitte und im kleinzelligen Mitteldarmabschnitt ganz basal zu finden sind. Ein gleicher Gradient lässt sich entsprechend für die Kerngrösse und den Grad der unregelmässigen Kerngestaltung nachweisen. Dies schränkt somit die Geltung der Angaben, die in früheren Abschnitten über die Merkmale der Eiweisszellen gemacht wurden, ein. Die genannten Eigenschaften kommen in ihrer ausgeprägtesten Form, wie immer betont wurde, nur den grössten Eiweisszellen zu, während sie in kleineren oft weniger deutlich sind oder fehlen.

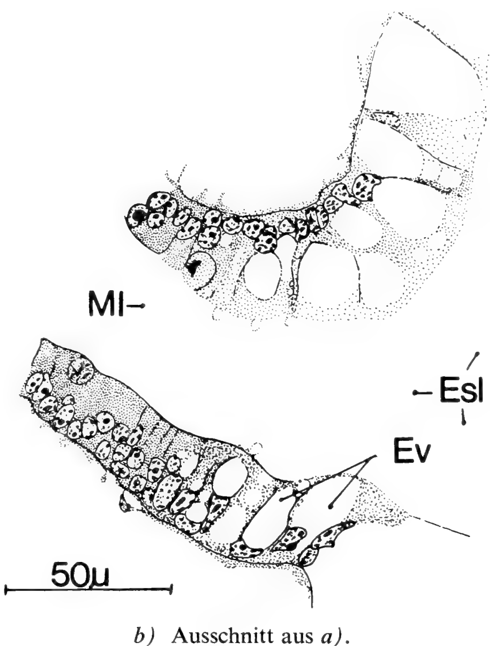
In drei älteren Arbeiten über *Limax agrestis* wird gleichfalls eine stete Vergrösserung des Eiweissackes erwähnt. Die Angaben sind jedoch ungenau und entsprechen nicht überall der Wirklichkeit. Nach VAN BENEDEN und WINDISCHMANN (1841) vermehren sich die „Vitelluszellen“, wobei sie im inneren Teil des Eiweissackes immer kleiner werden. GEGENBAUR (1851) beschreibt eine Zunahme der Zellzahl durch Teilung der Dotterzellen, die in der Nachbarschaft der Darmanlage liegen. O. SCHMIDT (1851) schildert eine frühzeitig auftretende Verlängerung des Dottersackes in den hinteren Teil des Körpers, die aus mehreren von kleinen Dotterkügelchen erfüllten Lappen bestehen soll. Wie im folgenden gezeigt werden wird, stellen diese Lappen nicht eine Erweiterung des eigentlichen Eiweissackes dar; es handelt sich dabei vielmehr um Abschnitte der Mitteldarmdrüse, die in ähnlicher Weise wie das Eiweissorgan strukturiert sind.

Die fortlaufende Vergrösserung des Eiweissorganes und der unmerkliche Übergang in den Magenabschnitt unterscheiden die Limaciden von den Basommatophora, bei denen die Eiweissackentwicklung ganz anders verläuft. Nach BLOCH (1938) hört bei den Wasserpulmonaten die Vermehrung der Eiweisszellen frühzeitig auf. Die Erweiterung des Eiweissorganes erfolgt nur noch durch das fortgesetzte Wachstum der bereits vorhandenen Eiweisszellen, „sodass also der Eiweissack inmitten der wachsenden Gewebe des Embryos als ein Organ erscheint, das seine Entwicklung bereits vollendet hat“. Die Vakuolenzellen sind von

annähernd gleicher Grösse, und gross- und kleinzelliger Abschnitt deutlich voneinander abgesetzt. Bei FOL (1880) findet sich eine ähnliche Darstellung des Eiweissackes, die sich allerdings sowohl auf die Bas- als auch auf die



a) Übersicht, Sagittalschnitt von *Deroceras*,



b) Ausschnitt aus *a)*.

ABB. 6.

Übergang zwischen Eiweissack und Magen.

Stylommatophora bezieht. Vakuolisiertes und kleinzelliges Epithel sind nach seiner Schilderung „des régions nettement limitées et ne présentent pas de transitions".

c) *Mitteldarmdrüse*

Rechter Abschnitt

Gegen Ende der ersten Hälfte der Embryonalperiode beginnt sich eine nach hinten gerichtete Aussackung des Magens abzuzeichnen, die sich sehr rasch vergrössert. Das starke Wachstum geht deutlich aus dem gehäuften Auftreten von Mitosestadien hervor. Der vorwachsende Abschnitt dehnt sich ventral vom Abgang des Darmes gegen die Schalendrüse aus. Das hintere Ende des Darmes hat sich der Mantelöffnung folgend auf die rechte Seite des Körpers verlagert, wodurch die Bildung der ersten Darmschleife zustande gekommen ist. Der Darm verlässt den Magen auf der rechten Seite in dorsaler Richtung und führt in der Mediane nach hinten, wo er nun vor der Schalendrüse nach vorn und rechts umbiegt. Dieser Darmschlinge legt sich die Magenausstülpung von der ventralen Seite her an und dehnt sich nach links und rechts weiter aus.

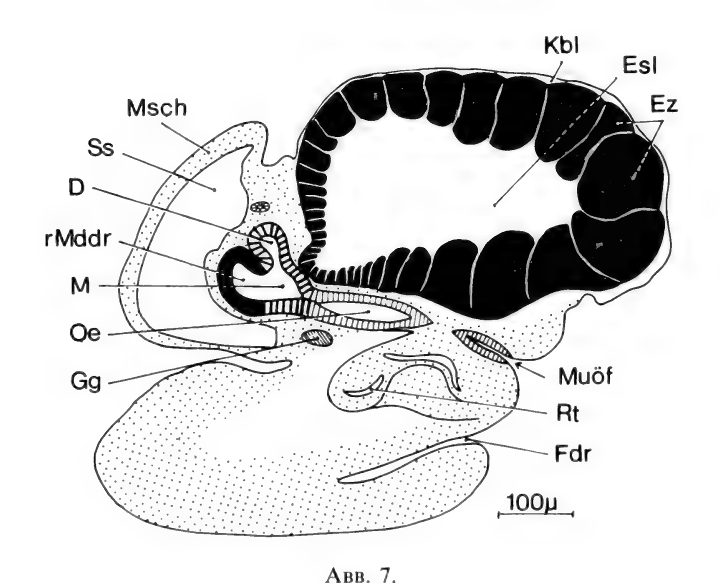


Abb. 7.

Anlage des rechten Mitteldarmdrüsenabschnittes,
Sagittalschnitt von *Deroceras* zu Beginn der zweiten Entwicklungsperiode.

Eine ähnliche Situation, wie sie aus Abbildung 7 ersichtlich ist, zeigt Carrick (1939) in seiner Figur 32. Sicherlich gehört mindestens der hinterste Abschnitt des Mitteldarmteiles, der nach seiner Darstellung mit „stomach" bezeichnet wird, dem eben beschriebenen Magenauswuchs an. Die starke Vergrösserung und die Veränderungen, die in den nächsten Stadien in der histologischen Struktur des auswachsenden Epithels sichtbar werden, zeigen jedoch deutlich, dass es sich bei diesem, gegen die Schalendrüse zu sich ausdehnenden Divertikel nicht um

eine Vergrösserung des Magens, sondern um die Anlage eines neuen Organs handelt. Es stellt in der endgültigen Ausgestaltung den Hauptanteil der adulten Mitteldarmdrüse dar. Deren Entstehung ist somit analog zu den für *Limax* vorliegenden Angaben (MEISENHEIMER 1898) auch bei *Deroceras* zur Hauptsache auf eine vom Magen aus erfolgende Divertikelbildung zurückzuführen. Wie ein Vergleich mit *Limax* zeigt, entspricht dieser nach hinten gerichtete Abschnitt, der keine direkte Verbindung mit dem Eiweissack aufweist, dem von MEISENHEIMER als rechten Leberlappen bezeichneten Teil der Mitteldarmdrüse. Die topographischen Verhältnisse des Organs weichen jedoch bei den beiden Limacidenarten stark voneinander ab, was auch von SIMROTH (1885) erwähnt wird. Trotzdem dieser Abschnitt eigentlich entsprechend seiner späteren Lage als „hinterer“ Mitteldarmdrüsenteil zu bezeichnen wäre — im Unterschied zu einer zweiten, im folgenden noch zu erwähnenden „leberbildenden Anlage“, die im vorderen Teil des Körpers gelegen ist — werden in den weiteren Ausführungen die mit *Limax* übereinstimmenden Bezeichnungen übernommen, die auch von SIMROTH verwendet wurden.

Das auswachsende Epithel besteht aus den gleichen dichtgedrängten, hochprismatischen Zellen, wie sie für den Magen typisch sind. Anfänglich ist das Cytoplasma gleichmässig dicht und in der ganzen Zelle regelmässig verteilt. Auf einem etwas fortgeschritteneren Stadium, bei dem die Mitteldarmdrüsenanlage bereits eine beträchtliche Ausdehnung erlangt hat, bildet sich in der Mitte einzelner Zellen eine Vakuole aus. Sie liegt in basaler Richtung dem Kern an. Stets entsteht pro Zelle nur eine Vakuole (Abb. 20a).

Die Zellen, die sich durch den Besitz einer Vakuole auszeichnen, treten anfänglich in geringer Zahl zerstreut zwischen den undifferenzierten Zellen auf.

Im Laufe der weiteren Entwicklung vergrössern sich die Vakuolen bis sie schliesslich die Zelle ganz ausfüllen und sie nach allen Seiten, vor allem aber gegen das Mitteldarmdrüsenlumen zu, stark ausdehnen. Das Cytoplasma liegt nur noch als dünne Schicht der Zellmembran an (Abb. 15, Ez; Abb. 20b). Die einen Zellen der Mitteldarmdrüsenanlage haben damit einen Bau angenommen, der weitgehend dem der Eiweissackzellen entspricht. Der Kern allerdings behält seine basale Lage bei und zeigt vorerst in der Form keine Veränderungen. Auch im färberischen Verhalten stimmen diese Vakuolen mit den grossen, in den Zellen des Eiweissorganes gelegenen überein. Es ist daher anzunehmen, dass den vakuolisierten Mitteldarmdrüsenzellen eine gleiche Funktion zukommt wie den Eiweissackzellen, sodass sie ihrer vorläufig noch geringen Ausdehnung entsprechend in bescheidenem Masse die Arbeit des Eiweissorganes unterstützen.

Auffällig ist allerdings, dass bei den Mitteldarmdrüsenzellen die kleinen Randvakuolen fehlen, die in den Zellen des Eiweissackes während der Bildung der grossen Vakuolen besonders ausgeprägt sind und die Eiweissaufnahme

dokumentieren. Es liess sich nicht erkennen, in welcher Weise bei den Vakuolenzellen der Mitteldarmdrüse die Aufnahme und Umwandlung der im Mitteldarmdrüsenlumen gelegenen Substanz vor sich geht, die sich auch hier deutlich in der Färbung von den intrazellulär gespeicherten Stoffen unterscheidet.

Fortwährend werden weitere Zellen von der Vakuolisierung erfasst. Die Zahl der undifferenzierten bleibt jedoch stets grösser. Von stark sich ausdehnenden Vakuolenzellen werden die kleinen, undifferenzierten beiseite geschoben und zwischen den grossen Zellen zusammengedrängt.

Die undifferenzierten Zellen lassen durch ihre starke Teilungsaktivität dauernd neue Zellen hervorgehen. Ob die bereits vakuolisierten Zellen gleichfalls zur Zellvermehrung beitragen, liess sich nicht feststellen. Es ist aber anzunehmen, dass die Eiweisszellen allein der Ernährung dienen, und das Wachstum des Organes ganz auf die nicht spezialisierten Zellen zurückzuführen ist.

Im Gegensatz zum Eiweissack, der für die Entstehung neuer Eiweisszellen an seinem inneren Ende eine eigentliche Sprossungszone zeigt, erfolgt hier sowohl die Zellvermehrung als auch die Bildung weiterer Vakuolen in allen Teilen der Drüse. Die ursprünglich weite Verbindung mit dem Magen verengt sich allmählich, sodass sich die Mitteldarmdrüse auch in topographischer Beziehung klar vom Magen abhebt.

Zellvermehrung und -vergrösserung führen zu einer starken Ausdehnung des Organes. An mehreren Stellen stossen Teile der Drüse von ventral zwischen die verschiedenen Schleifen, in die sich der Darm unterdessen gelegt hat, in dorsaler Richtung vor und breiten sich um den Darm aus. Der rechte Mitteldarmdrüsenabschnitt und die Darmschlingen nehmen schliesslich ventral von den vorerst noch wenig ausgedehnten Herz- und Nierenanlagen den Hauptteil des stark vergrösserten Mantelbezirkes ein (Abb. 7). Von dort aus werden sie am Ende dieser zweiten Periode, wie später beschrieben wird, in den Fuss verlagert.

Linker Abschnitt

MEISENHEIMER (1898) beschreibt für *Limax maximus* einen zweiten Magendivertikel, bei dem es sich um die Anlage eines weiteren „leberbildenden Abschnittes" handelt. Nach seiner Darstellung verschiebt sich diese zweite Magenausbuchtung, die nach der für *Limax* geltenden Nomenklatur als linker Leberlappen bezeichnet wird, immer stärker nach links. Sie nimmt die Kommunikationsstelle mit dem Eiweissorgan, die ursprünglich dem eigentlichen Magensack angehörte, völlig in sich auf und sondert sich bis auf eine schmale Verbindung vom Magen ab. Dieser zweite Divertikel erwies sich, im Gegensatz zu *Deroceras*, auf Schnittserien von *Limax* als sehr viel ausgedehnter als der erste. Er breitet sich nicht nur in ventraler Richtung stark aus, sondern streckt sich mit einem grösseren Zipfel auch gegen dorsal und hinten gegen die Schalendrüse vor.

Bei *Deroceras* verschiebt sich der ursprünglich median gelegene Übergang zwischen Magen und Eiweissack schon früh gegen die linke Körperseite. Ungefähr in der Mitte der zweiten Entwicklungsperiode bildet sich am Magen eine gegen hinten gerichtete Ausbuchtung, die sich nach vorn und dorsal in das Eiweissorgan fortsetzt (Abb. 8 und 12). Eine anfängliche vollständige Trennung vom Eiweissack, wie sie MEISENHEIMER für *Limax* beschreibt, liess sich bei *Deroceras* nicht feststellen. Der Divertikel gliedert sich bis auf eine enge Öffnung vom Magen ab. Der Magen verliert gleichzeitig die direkte Verbindung mit dem Eiweissorgan, das sich nun ganz in den linken Magendivertikel fortsetzt. Dieser neuentstandene Mitteldarmabschnitt stellt den Hauptanteil des späteren linken Mitteldarmdrüsenlappens dar. Er wächst an der linken Seite des Magens vorbei gegen ventral vor. Gleichzeitig verlagert sich auch die Mündungsstelle in den Magen, die schliesslich an die Ventralseite des Magensackes zu liegen kommt (Abb. 8). Im Unterschied zu *Limax maximus* dehnt sich bei *Deroceras* der linke Mitteldarmdrüsenabschnitt nicht gegen dorsal aus.

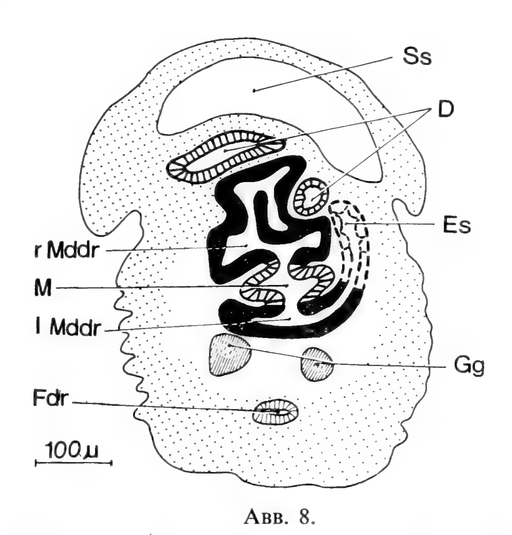


ABB. 8.

Querschnitt *(Deroceras)*, Mitte der zweiten Entwicklungsperiode; der Übergang in den Eiweissack (gestrichelte Partie) liegt einige Schnitte weiter vorn.

Der vom Magen abgehobene Divertikel besteht anfänglich aus undifferenzierten, kubischen Zellen. Bald treten jedoch auch in diesem Abschnitt Vakuolen auf. Gleich wie beim rechten Mitteldarmdrüsenteil werden auch hier nicht alle Zellen von der Vakuolisierung erfasst. Die undifferenzierten Zellen zeichnen sich durch eine starke Teilungsaktivität aus. Da sie im ganzen Abschnitt verstreut liegen, erfolgt nun in der inneren Fortsetzung des Eiweissackes die Neubildung und Vakuolisierung der Zellen im ganzen Epithel verteilt und nicht mehr in einer eigentlichen Vermehrungs- und Vakuolisierungszone.

Eiweissack und Mitteldarmdrüsenabschnitt lassen sich weder auf Grund von topographischen noch von strukturellen Gegebenheiten klar gegeneinander abgrenzen. Der Umfang der Eiweissvakuolen nimmt von den in der Sackspitze gelegenen Zellen allmählich gegen innen ab, bis er eine einheitliche, den Eiweisszellen der rechten Mitteldarmdrüse entsprechende Grösse aufweist. (Abb. 8, 9, 12, 13.) Eine gewisse Unterteilung ergibt sich einzig durch das Fehlen oder Vorkommen von undifferenziert gebliebenen Zellen; solche sind im inneren Abschnitt vorhanden, fehlen aber, wie schon erwähnt wurde, im äusseren vollständig. Diese „Grenze" ist bei den einzelnen Individuen unterschiedlich weit dorsal gelegen. Es besteht zudem die Möglichkeit, dass im Laufe der weiteren Entwicklung vorerst unvakuolisierte Zellen gleichfalls noch von der Vakuolisierung erfasst werden und die Trennlinie zwischen vollständig und unvollständig vakuolisiertem Bezirk sich somit verschiebt.

Wenn im folgenden trotz des Fehlens einer genau definierbaren Grenze Eiweissack und Mitteldarmdrüsenabschnitt unterschieden werden, so beziehen sich die beiden Bezeichnungen nicht auf zwei voneinander getrennte Organe; sie dienen lediglich der Sonderung eines extrem und total vakuolisierten Bezirkes von einer weniger stark differenzierten Zone. Der Übergang zwischen den beiden Abschnitten ist ein fliessender.

d) *Magen*

Die Ausbildung der beiden Magendivertikel stellt die einzige Änderung dar, die sich während der zweiten Entwicklungsperiode am Magen ergibt. Die weiten Übergänge in die beiden Mitteldarmdrüsenabschnitte verengen sich, sodass am Ende dieser Entwicklungsperiode der Magen deutlich von diesen abgesetzt ist und nur noch durch schmale Öffnungen in sie einmündet. Im Vergleich zur raschen und starken Ausdehnung von Mitteldarmdrüse und Darm ist die Vergrösserung des Magens gering.

In der histologischen Struktur bleibt das Magenepithel unverändert. Es besteht weiterhin aus undifferenzierten, zylindrischen Zellen, die an manchen Stellen Tendenz haben, in eine mehr kubische Zellform überzugehen. Mit dieser leichten Verminderung der Zellhöhe kündigt sich eine Umwandlung des Epithels an, die jedoch erst in der nächsten Entwicklungsperiode deutlich wird.

e) *Enddarm*

Besonders starke Wachstumsvorgänge spielen sich im Darmabschnitt ab. Das kurze, blind endigende Darmrohr wächst zu Beginn dieser zweiten Entwicklungsphase sehr rasch zu einem engen schmalen Schlauch aus. Das späte Erscheinen der Afteröffnung und die durch die Verlagerung der Mantelöffnung bewirkte Bildung der ersten Darmschlinge sind bereits erwähnt worden. Zu dieser einen Schleife treten weitere hinzu, sodass der Darm sich schliesslich in vier

Windungen legt. Sie sind in topographischer Beziehung bereits jetzt in der für das Adulttier typischen Weise ausgebildet. Ihre genaue Lage zwischen den Mitteldarmdrüsenteilen ist von SIMROTH (1885) beschrieben worden.

Das Darmepithel zeigt keinerlei Differenzierung. Im Gegensatz zu den übrigen Abschnitten des Verdauungssystemes ist das Enddarmlumen ohne Inhalt.

f) *Vorderdarm*

Entsprechend den allgemeinen Wachstumsvorgängen, die Mundöffnung und Magen immer weiter auseinanderweichen lassen, dehnt sich der Vorderdarm gleichfalls stark in der Länge aus. Er ist an seinem inneren Ende nicht deutlich vom Magen abgesetzt, sondern geht allmählich in diesen über. Die beiden Abschnitte stimmen in ihrer histologischen Struktur überein und lassen sich somit auch nicht auf Grund ihres Baues gegeneinander abgrenzen. Im vorderen Teil fallen weiterhin die median gelegenen dorsalen und ventralen Cilienzellen auf, deren Zahl sich noch vergrössert hat. Besonders deutliche Fortschritte zeigen sich während dieser Periode in der Ausgestaltung der Buccalregion. MEISENHEIMER (1898) hat für *Limax* die Ausbildung der verschiedenen Falten und Taschen eingehend beschrieben. Die Absonderung der Radulazähne hat nun eingesetzt. Am Ende dieser Entwicklungsperiode ist bereits eine grössere Anzahl Zähne deutlich ausgebildet.

g) *Organverlagerung*

Mit Ausnahme des Vorderdarmes und des Eiweissackes, der sich gegen dorsal und aussen vorwölbt, ist das ganze Verdauungssystem anfänglich im Mantelbezirk gelegen (Abb. 7). In der späteren Embryonalphase finden sich jedoch wie im adulten Tier sämtliche Organe im Fuss vor. Im Gegensatz zu den schalentragenden Pulmonaten, bei welchen der Eingeweidesack vom Mantel umhüllt bleibt, spielen sich bei den Nacktschnecken umfangreiche Verlagerungsprozesse ab, in deren Verlauf die Organe von ihrem dorsal gelegenen Entstehungsort allmählich in den Fuss gelangen. MEISENHEIMER (1898) hat diese Verschiebung für *Limax* genauer dargestellt, sodass hier nur noch die für *Deroceras* geltenden Besonderheiten zu erwähnen sind. Die Haut der Limacidenembryonen ist durchsichtig und ermöglicht, dass diese Vorgänge am lebenden Tier beobachtet werden können.

Bei *Deroceras* geht der Verlagerung eine auffällige rasche und starke Vergrösserung des Fusses unmittelbar voraus. Auch hier erscheint anschliessend, wie für *Limax* angegeben wird, als erster Organabschnitt ein Teil der linken Mitteldarmdrüse im Fuss. Das Vorrücken dieses im vorderen Teil des Körpers gelegenen Mitteldarmdrüsenabschnittes in ventraler Richtung ist jedoch vorerst nicht auf eine Verlagerung, sondern, wie bereits früher gezeigt wurde, auf Wachstumsvorgänge zurückzuführen. Demgegenüber beruht das Erscheinen der hin-

teren oder rechten Mitteldarmdrüse im Fussbezirk auf einer Verschiebung. Dieser Drüsenabschnitt wird als ganzer Komplex mitsamt den in ihm eingebetteten Darmschlingen gegen ventral verlagert und kommt hinter den vorderen Abschnitt zu liegen. Auf der rechten Seite wird der gleichzeitig absteigende Magen sichtbar. Eine mit den Verlagerungsvorgängen in Verbindung stehende Torsion von Eiweissack, Magen und Darm, wie sie von FOL beschrieben wird, lässt sich in Übereinstimmung mit MEISENHEIMER nicht feststellen.

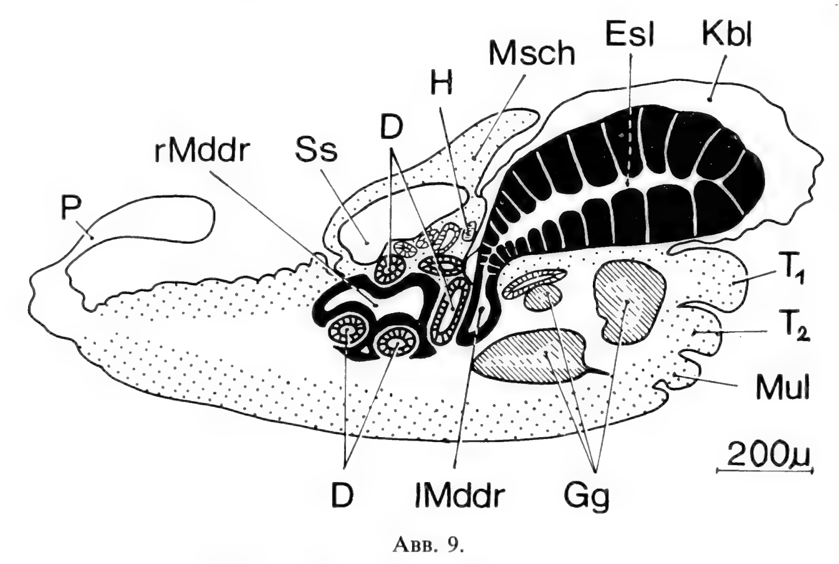


ABB. 9.

Sagittalschnitt *(Deroceras)* am Ende der zweiten Entwicklungsperiode.

Am Ende dieser zweiten Entwicklungsperiode sind die Organe des Mitteldarmsystems mit Ausnahme des Eiweissackes unter dem bereits stark abgeflachten Mantelschild, ventral von Herz und Niere, als kleiner, im Vergleich mit späteren Stadien (Abb. 11) noch wenig ausgedehnter Organknäuel im weiten Fussraum gelegen (Abb. 9).

3. DRITTE PERIODE

a) *Allgemeine Entwicklungsvorgänge*

Während dieser letzten Phase der Embryonalentwicklung verschwindet der Eiweissack von der Aussenseite des Körpers. Gleichzeitig werden Kopfblase und Podocyste, die auffälligen embryonalen Zirkulationsorgane, allmählich reduziert (Abb. 10). Sie sind im Schlüpfmoment bis auf wenige letzte, von aussen kaum mehr erkennbare Überreste verschwunden. Diese drei Organe bestimmten bis dahin vor allem die Gestalt des Embryos, die besonders auf frühen Stadien stark vom Aussehen des Adulttieres abweicht. Mit ihrem Verschwinden von der

Aussenseite erreicht der Embryo in den äusseren Merkmalen die für das adulte Tier typische Form. Er nimmt den Rest des Eiweisses auf, in das er ursprünglich ganz eingebettet war, und füllt nun dessen Platz einnehmend die Eihülle ganz aus.

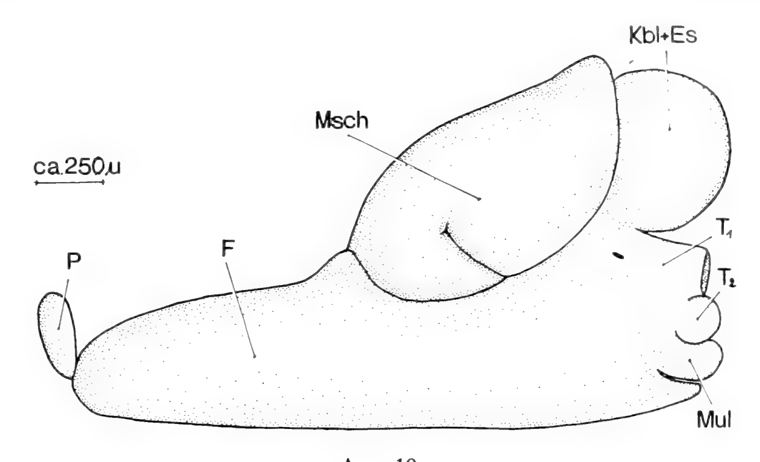


ABB. 10.
Deroceras gegen Ende der Embryonalzeit.

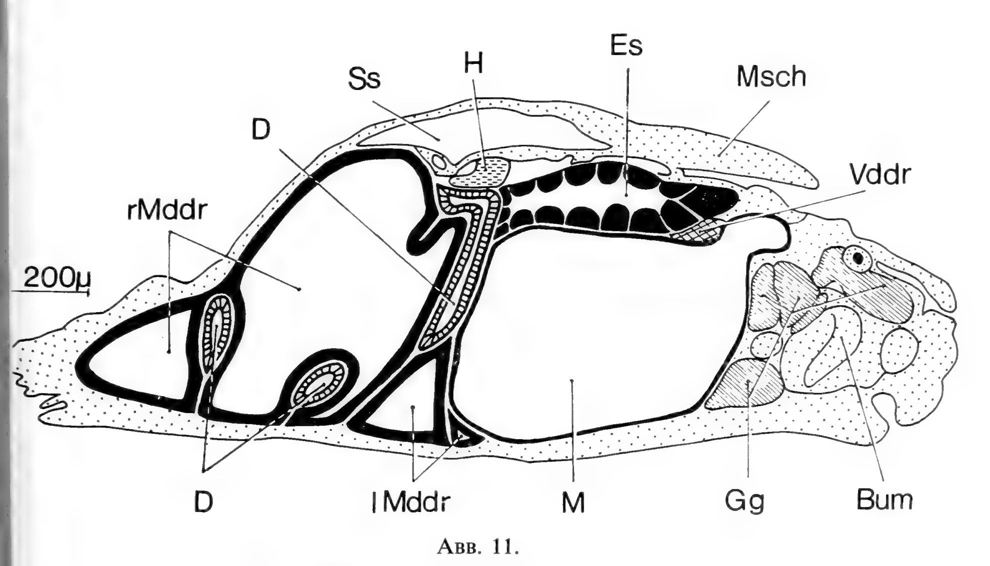


ABB. 11.
Schlüpfreifes Tier *(Deroceras)*, Sagittalschnitt.

Für das Mitteldarmsystem ist in dieser Periode vor allem die starke Vergrösserung der einzelnen Abschnitte charakteristisch. Die Organe dehnen sich in dem nun weiten Fuss aus und füllen ihn schliesslich zusammen mit den in der vorderen Partie gelegenen Ganglien ganz aus (Abb. 11 u. 12).

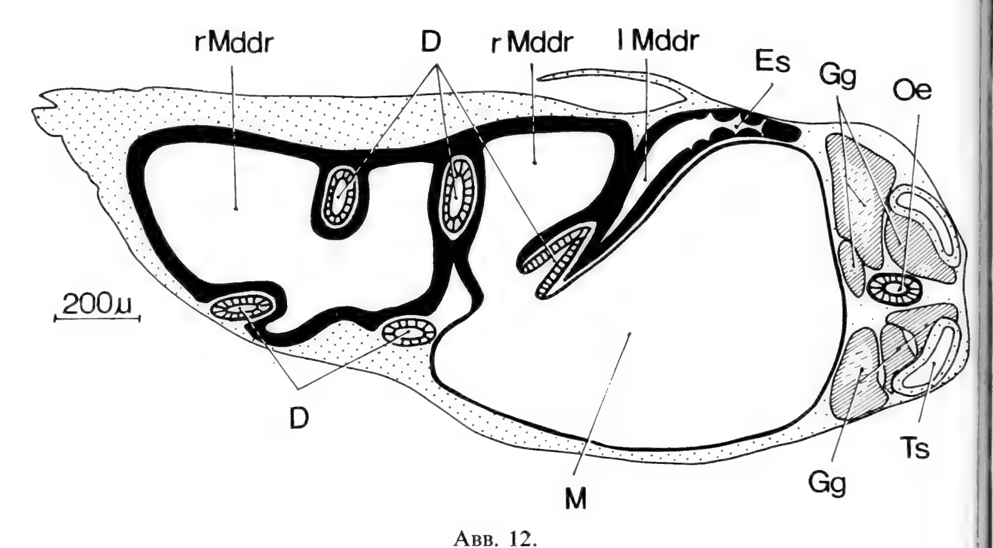


ABB. 12.
Schlüpfreifes Tier *(Deroceras)*, Frontalschnitt.

b) *Eiweissack*

Verlagerung

Im Unterschied zu den larvalen Zirkulationsorganen beruht das Verschwinden des Eiweissackes von der Körperoberfläche nicht auf einer Rückbildung des Organes. Dieses wird vielmehr aus seiner ursprünglichen dorsalen Lage gegen hinten und ventral in den Fuss verlagert. Die Verschiebungsvorgänge setzen ungefähr zu Beginn der letzten Embryonalperiode ein. Ihren endgültigen Abschluss finden sie erst nach dem Schlüpfen, in der frühen postembryonalen Phase. Die Verlagerung gegen ventral erfolgt somit beim Eiweissack wesentlich später als bei den übrigen Organen des Mitteldarmsystems, die zu diesem Zeitpunkt bereits im Fuss gelegen sind.

Das Eiweissorgan schiebt sich allmählich gegen hinten unter den sich nach vorn umbiegenden Mantelschild (vgl. Abb. 4, 7, 9 mit Abb. 10, 11, 13). Der nach einiger Zeit unter den Schild gelangte Teil ist stark abgeflacht, während der noch freie vordere Abschnitt in kugelförmiger Gestalt unter dem Mantel hervorragt (Abb. 10). Gleich wie das Vorwachsen der inneren Fortsetzung des Eiweissorganes, das heisst der linken Mitteldarmdrüse, vollzieht sich nun auch die Verlagerung des eigentlichen Sackteiles in ventraler Richtung entlang der linken Seite des Magens. Deutlich kann die Verschiebung am lebenden Tier an den grössten, in der Spitze des Eiweissackes gelegenen Zellen verfolgt werden, die langsam weiter nach innen gelangen. Ihr Vorrücken lässt sich gut an ihrer jeweiligen Position zu den degenerierenden Zellen des Urnierenrohres ablesen, die sich anfänglich als ein Haufe grosser, mit Granula angefüllter Zellen auf

beiden Seiten vom Eiweissack finden (Abb. 13). Die Eiweisszellen schieben sich an ihnen vorbei, sodass die Reste der Urniere schliesslich beidseitig vom vorderen Ende des Sackes gelegen sind. Zwischen ihnen erhebt sich meistens eine Zellanhäufung, die eine Ansammlung der ehemaligen Kopfblasenzellen darstellt.

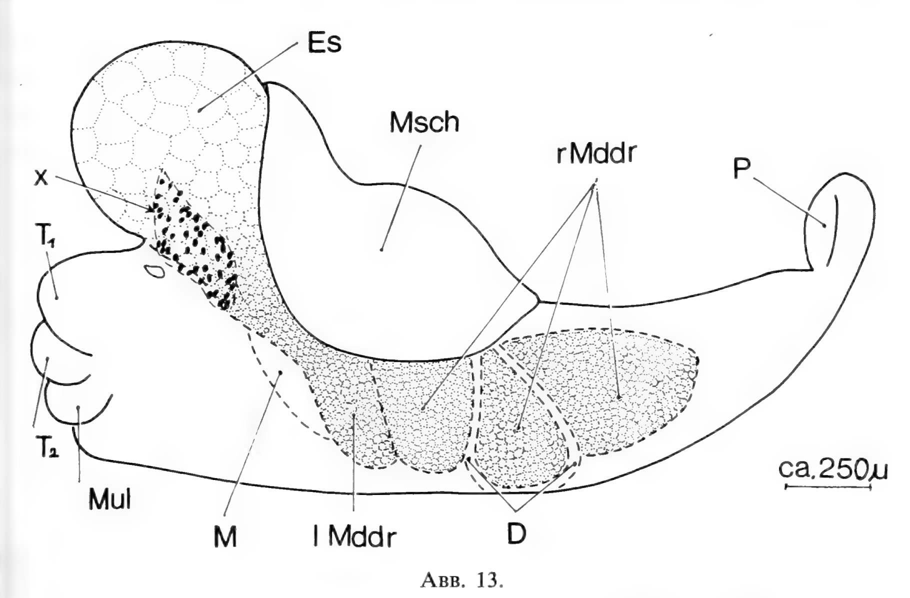


Abb. 13.

Deroceras zu Beginn der dritten Entwicklungsperiode, Ansicht von links; die durch die Körperdecke sichtbaren Abschnitte des Verdauungssystems sind mit eingezeichnet. *x*: Granula der Urnierenzellen.

Nach Fol (1880) und van Beneden/Windischmann (1841) kommt die Verlagerung des Eiweissackes durch die Bewegungen der Kopfblase zustande. Bei ihrer Ausdehnung soll das Eiweissorgan jeweils etwas nach innen geschoben werden und bei der nachfolgenden Erschlaffung weniger weit zurückrücken. Zwei Sachverhalte sprechen jedoch gegen diese Erklärung. Durch die Funktion der Kopfblase wird von Anfang an ein starker Druck auf das Eiweissorgan ausgeübt, wie schon früher an den Deformationen des Sackes gezeigt wurde, ohne dass daraus eine Lageveränderung resultiert. Zudem stellt die Kopfblase ihre Tätigkeit ein längst bevor der Eiweissack seine endgültige Lage erreicht hat. Bei den grossen Limacidenarten wurden oft Bewegungen innerer Organe, darunter auch des Fortsatzes des Eiweissackes, festgestellt, die nicht mit den Pulsationen der Podocyste in Zusammenhang standen. Möglicherweise erfolgt die Verlagerung des Sackes durch diese Kontraktionen, die auf Eigenbewegungen der Organe zu beruhen schienen.

Im Schlüpfmoment liegt der vordere Teil des Eiweissackes bei der Mehrzahl der Tiere — auch hier treten wieder grosse individuelle Unterschiede auf — dem

Magen dorsal flach auf (Abb. 11). Die im äussersten Sackteil gelegenen Zellen finden sich meist über dem vorderen Magenrand und werden gerade noch vom Mantelschild überdeckt. Der innere Teil des Organes zieht als flacher Sack links an der hinteren Hälfte des Magens vorbei gegen ventral. Er geht ohne sich abzusetzen direkt in den linken Mitteldarmdrüsenabschnitt über (Abb. 13), der in gleicher Richtung weiter gegen ventral und unter dem Magen hindurch auf die rechte Seite führt. Eiweissack und linke Mitteldarmdrüse dehnen sich nicht hinter den Magen aus. Gegen das Körperende zu schliesst unmittelbar der rechte Mitteldarmdrüsenabschnitt an, der den ganzen Fuss bis zur hintersten Spitze einnimmt (Abb. 11 und 12).

Diese Darstellung steht im Widerspruch zu den Angaben, die CARRICK für *Agriolimax* gibt (1939). Er schreibt: „The hepatic lobe is withdrawn until it practically fills the body.“ Ähnlich lauten auch die Schilderungen von FOL (1880), die sich allerdings auf mehrere, verschiedene Schneckenarten beziehen. Wie oben gezeigt wurde, macht jedoch in Wirklichkeit der eingezogene Eiweissack (= „hepatic lobe“ bei CARRICK) nur einen kleinen Teil der den Fuss erfüllenden vakuolisierten Abschnitte aus, während der Hauptanteil zu dem später gebildeten rechten Mitteldarmdrüsenabschnitt zu zählen ist, der von den eben genannten Autoren nicht erwähnt wird.

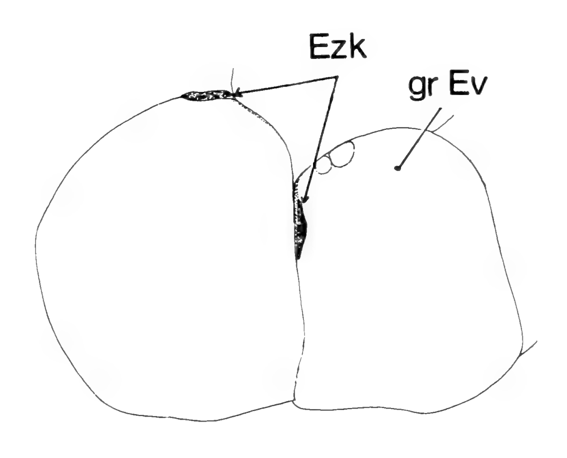
Eine ganz andere Situation zeigt sich dagegen bei *Limax maximus*, wo nach den Angaben von MEISENHEIMER, die durch eigene Untersuchungen bestätigt wurden, Eiweissack und linker Mitteldarmdrüsenabschnitt stets den sehr viel ausgedehnteren Anteil darstellen. Sie erstrecken sich zusammen von dorsal und vorn entlang der ganzen linken Körperseite bis ans Ende des Fusses.

Histologie

Während der Verlagerung erfährt der Eiweissack gleichzeitig auch in seinem histologischen Bau eine bedeutsame Umgestaltung.

Am auffälligsten tritt die Änderung der Zellgrösse in Erscheinung. Das Wachstum der Eiweisszellen kommt zum Stillstand und wird gegen Ende der Embryonalperiode durch eine deutliche Reduktion des Zellumfanges abgelöst (Abb. 14). Die Verkleinerung der Vakuolenzellen erfolgt sehr allmählich und ist bei den einzelnen Individuen im Schlüpfmoment unterschiedlich weit fortgeschritten. Als Höchstwerte wurden Zellhöhen von 100μ gemessen. Häufig beträgt die Höhe bei den grössten Zellen noch um 50μ. Bei manchen Embryonen werden die Zellen besonders niedrig; die in der Sackspitze gelegenen Zellen sind dann bis auf 10-15μ abgeflacht. Stets verringern sich parallel zur Höhe auch Breite und Tiefe der Zelle. Das Flachwerden beruht nicht auf einer blossen Formveränderung, es ist vielmehr auf eine starke Verminderung des Vakuolenvolumens zurückzuführen.

Gleichzeitig mit der Grössenabnahme zeigen sich bei den grössten Eiweissvakuolen die ersten Ansätze einer Änderung im färberischen Verhalten. Einzelne in der Sackspitze gelegene Zellen färben sich bei der Prenant-Färbung nicht mehr intensiv grün, sondern nehmen unterschiedlich rote Farbtöne an. Ein Farbumschlag von Blau zu Rot, Orange oder Gelb ergibt sich bei Azan. Bei der PAS-Reaktion lässt sich gegen Ende der Embryonalzeit in den grössten Zellen ein allmähliches Nachlassen der Färbeintensität nachweisen.



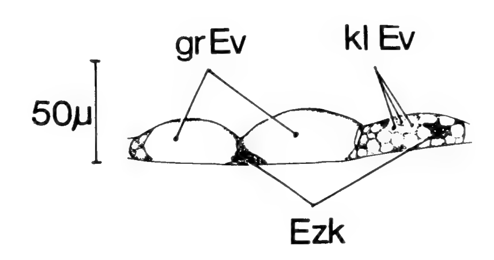


Abb. 14.

Grösse und Form der Eiweissackzellen.

a) zu Beginn der dritten Entwicklungsperiode,
b) am zweiten Postembryonaltag,
Gleicher Masstab in *a)* und *b)*.

Am Anfang dieses Entwicklungsabschnittes findet die zweite Kernverlagerung, die bereits früher einsetzte, ihren Abschluss. Die Kerne liegen zu Beginn noch zum grössten Teil apikal, senkrecht zum Lumen, im Zwickel. Sie schieben

sich allmählich der Längsseite der Zelle entlang in basaler Richtung vor. Gegen Ende der Embryonalperiode liegen sie wieder ausnahmslos dem basalen Rand der Zelle an. Sie haben damit ihre ursprüngliche Lage, die sie bei Beginn der Vakuolenbildung innehatten, wieder erreicht und behalten sie nun bei.

Die Kerne gelangen, bevor die Verringerung der Zellgrösse einsetzt, an die Basis der Zelle. Ihre Verlagerung geschieht somit nicht passiv als Folge der Zellverkleinerung, sondern stellt eine aktive Bewegung dar.

Die basal gelegenen Kerne beginnen ihre extreme scheibenförmige Gestalt zu verlieren. Die Dicke der Kernscheibe nimmt wieder zu.

Die kleinen, am apikalen Zellrand in der Nähe des Kernes gelegenen Vakuolen dringen zum Teil mit dem Kern entlang der Zellmembran an die Basis vor. Die unterschiedliche, teils dem Lumeninhalt, teils der grossen Vakuole entsprechende Färbung ist weiterhin deutlich. In zunehmendem Masse finden sich neben den gefärbten auch kleine Vakuolen, die keinen Farbstoff annehmen. Die Zahl der kleinen Vakuolen nimmt in den grossen Eiweisszellen gegen den Schlüpfmoment stark zu. Sie sind vor allem an den Längsseiten der Zelle und in der Umgebung des Kernes gelegen, der oft zwischen mehreren Vakuolen eingebettet liegt.

In den Eiweisszellen werden wieder ausgedehntere Plasmazonen sichtbar. Sie treten gleichfalls vor allem in der Nähe des Kernes auf. Zum Teil ist das Cytoplasma an diesen Stellen gleichmässig dicht, häufiger zeigt es jedoch eine netzartige Struktur. Zwischen den Plasmasträngen finden sich neben angefärbten oft auch ungefärbte kleine Vakuolen.

Besonders hinzuweisen ist auf die vielfach verbreiterte Plasmazone, die sich am apikalen Rand der Zelle der Zellmembran anschliesst. Die klare Zellbegrenzung, die stets vorhanden ist und besonders gegen Ende der Embryonalzeit deutlich hervortritt, beweist, dass die Zelle während ihrer Verkleinerung völlig intakt bleibt. Sie widerlegt die Darstellung, die Fol (1880) von den Abbauvorgängen im Eiweissack gibt. Nach ihm beginnen die Zellwände sowohl bei den Basommatophora als auch bei den Stylommatophora — wobei sich bei den untersuchten Arten auch *Limax* befindet — gegen den Schlüpfmoment zu verschwinden. Die in den Zellen angehäufte „Deutolecith-Masse" fällt ins Lumen, während das Protoplasma und der Kern, eingebettet in das Eiweiss, die „Leber" des Adulttieres aufbauen. Das Eiweiss, das auch bei *Deroceras* in grosser Menge im Lumen des Eiweissackes gelegen ist, entstammt aber nicht den Eiweisszellen, sondern stellt einen extracellulär gelagerten Vorrat dar, der allmählich gleichfalls von den Zellen aufgenommen wird. Auf welche Weise die in der Vakuole enthaltenen Stoffe verarbeitet und dem Körper zugeführt werden, konnte nicht festgestellt werden. Nichts lässt jedoch darauf schliessen, dass die Abgabe des intracellulär angehäuften Eiweisses, die in der Verkleinerung des Vakuolenumfanges sichtbar wird, in Richtung des Lumens, also zellapikal, vonstatten

geht. Manches dagegen deutet daraufhin, dass die Abgabe der Nährstoffe an der Zellbasis, d. h. in die Leibeshöhle, erfolgt. Die kleinen gefärbten und ungefärbten Vakuolen, die zur Zeit der stärksten Volumenverminderung der Eiweisszellen in grosser Anzahl am basalen Zellrand auftreten, scheinen auf Stoffwechselvorgänge hinzuweisen. Möglicherweise ist die Rückkehr des Kernes zur Zellbasis in einem gleichen Zusammenhang zu sehen.

c) *Mitteldarmdrüse*

Die Mitteldarmdrüse weitet sich vor dem Schlüpfen sehr stark aus. Vor allem der rechte Abschnitt entwickelt sich bis zum Schlüpfmoment zu einem grossen Sack, der den weiten hinteren Teil des Körpers ausfüllt (Abb. 11 u. 12). Die Ausdehnung des linken Abschnittes ist dagegen wesentlich geringer. Im Vergleich mit der adulten Mitteldarmdrüse fällt vor allem das Fehlen der Follikelbildung auf. Einzig die tief in den hinteren Organabschnitt eingesenkten Darmschlingen bewirken eine leichte Gliederung der Drüse (Abb. 12 u. 13). In einzelnen Fällen kommen dazu noch kurze Septenbildungen, die meist zwei dem Darm anliegende Epithelabschnitte miteinander verbinden. Im übrigen stellen der rechte und der linke Mitteldarmdrüsenabschnitt weite ungegliederte Hohlräume dar, die prall mit Eiweiss gefüllt sind. Das stark gedehnte Organ wird von der Körperdecke satt umspannt, die dadurch gegen aussen vorgewölbt wird. Von der in der Literatur viel zitierten braunen Eigenfarbe der „Leber" ist im Schlüpfmoment noch nichts zu sehen. Die im Mitteldarmdrüsenlumen eingelagerte helle Eiweissmasse und das Eiweiss, das wie im folgenden beschrieben wird, im Epithel selbst gelegen ist, machen die Drüse zu einem klaren durchsichtigen Organ, dessen Struktur durch die gleichfalls durchscheinende Körperdecke gut erkannt werden kann (Abb. 13).

Die Weiterentwicklung äussert sich nicht nur in der Vergrösserung des Organes, sondern wird besonders aus den Änderungen, die sich in der histologischen Struktur ergeben, deutlich.

Am auffälligsten zeigt sich auf den Schnittbildern die zunehmende Vakuolisierung der Zellen. Es bilden sich in immer weiteren Zellen Vakuolen und die bereits bestehenden nehmen an Grösse fortwährend zu. Der Vakuolisierungsgrad der Drüse unmittelbar nach ihrer Verlagerung in den Fuss variiert sehr stark. Bei einzelnen Embryonen sind in diesem Moment erst wenige kleine Vakuolen im Epithel zu sehen, während sie bei anderen schon früh eine Grösse von 20-30μ erreichen können. Im Durchschnitt aber setzt die intensive Vergrösserung der Vakuolen erst bei der im Fuss gelegenen Drüse ein. Durch die starke Erweiterung der Vakuolen dehnen sich die Zellen aus und ragen weit ins Lumen vor (Zellhöhe bis 80μ).

Die kleinen Randvakuolen, die in den Eiweissackzellen frühzeitig erscheinen, den Eiweisszellen der Mitteldarmdrüse jedoch bis dahin fehlten, treten nun auch

bei diesen auf. Die in einem früheren Abschnitt schon betonte Übereinstimmung im Bau von Vakuolenzellen der Mitteldarmdrüse und des Eiweissackes wird damit noch deutlicher.

Auch in der Gestalt der Kerne lassen sich im Laufe der weiteren Entwicklung Entsprechungen nachweisen. Die Kerne flachen sich ab (Länge bis zu 15μ) und passen sich in der Form der basalwärts gerichteten Vakuolenrundung und dem Zellrand an. Wie bei den Zellen des Eiweissackes verlagern sich auch die Kerne einzelner Mitteldarmdrüsenzellen gegen die apikale Seite der Zelle. Im Unterschied zum Eiweissack tritt die Kernwanderung jedoch nur bei einem kleineren Teil der vakuolisierten Zellen auf. Die gegen das Lumen vorgerückten Kerne liegen meistens entlang dem seitlichen Zellrand in unterschiedlicher Höhe zwischen Vakuole und Zellmembran. In einzelnen Fällen stossen sie auch hier bis an den apikalen Zellrand vor und legen sich ihm parallel zum Lumen an.

Meisenheimer (1898) hat klar erkannt, dass die um den Schlüpfmoment im Fuss gelegenen Eiweisszellen zum grössten Teil nicht dem fusswärts verlagerten Eiweissorgan angehören, wie Fol und Carrick annehmen, sondern als analoge Differenzierungen in den Mitteldarmdrüsenabschnitten entstehen, die aus den Magendivertikeln hervorgegangen sind. Er schreibt: „Die Funktion der Leber ist um diese Zeit noch genau dieselbe wie diejenige des Eiweissackes... demgemäss ist auch der Bau ihrer Zellen noch genau derselbe wie der früheren Eiweisszellen, nur ist die Vakuolenbildung nicht so extrem entwickelt". Nicht erwähnt wird von Meisenheimer die Tatsache, dass im Unterschied zum Eiweissack in der Mitteldarmdrüse nur ein Teil der Zellen zu eiweissverdauenden Vakuolenzellen umgebildet ist. Zwischen den Eiweisszellen finden sich weiterhin Zellen von geringerem Umfang, die keine Eiweissvakuolen aufweisen. Obwohl fortwährend in weiteren Zellen Vakuolen entstehen, bleibt die Zahl der Zellen, die nicht von dieser Differenzierung erfasst werden, grösser. Am Ende der Embryonalperiode kann allerdings auch an einzelnen Stellen in der Mitteldarmdrüse die Vakuolisierung eine totale sein und jede Zelle eine Vakuole enthalten, wie dies für den Eiweissack typisch ist. Es betrifft dies vor allem Epithelabschnitte, die den langgestreckten Darmschleifen anliegen, sowie die selten anzutreffenden Septen.

Die nicht vakuolisierten Zellen sind in ihrem Bau nicht einheitlich, sondern zerfallen in zwei Gruppen. Die einen haben ihren „embryonalen" Zellcharakter beibehalten; die übrigen weisen Ansätze zu Differenzierungen auf, die letztlich zu einem weiteren Zelltypus führen.

Schon früh, meist noch vor der Verlagerung in den Fuss zeigt sich im Mitteldarmdrüsenepithel eine Verschiedenheit in der Grösse der Kerne. Die gegenüber dem Durchschnitt vergrösserten Kerne sind alle in nicht vakuolisierten Zellen gelegen. Anfänglich ist der Grössenunterschied nur gering. Im Schlüpfmoment sind jedoch Kerne zu finden, deren Durchmesser bis zu 16μ betragen

kann. Sie lassen eine sehr lockere, grobschollige Strukturierung erkennen (Abb. 15). Jeder Kern enthält einen Nukleolus. Auch hier zeigt sich die bei den Eiweisszellen erwähnte Relation von Kern- und Nukleolusgrösse, indem mit der Grössenzunahme des Kernes ebenfalls eine Volumensteigerung des Nukleolus verbunden ist. Längliche Nukleoli können bis zu 5μ messen. Deutlich sind im Inneren der Nukleoli eine bis mehrere stärker lichtbrechende Zonen sichtbar. Das anfänglich gleichmässig dichte Cytoplasma lockert sich später auf und nimmt eine netzartige Struktur an. Der Zellumfang ist meistens klein; der Kern füllt häufig beinahe die ganze Zelle aus (Abb. 20s). Die Zellen weisen im Schnitt oft die Form eines Dreieckes auf, das anfänglich mit der Spitze bis ans Drüsenlumen reicht. Später werden die grosskernigen Zellen von den sich ausdehnenden Eiweisszellen überwölbt. Sie liegen nun an der Basis des Epithels zwischen den Vakuolenzellen eingeengt. Zum Teil finden sie sich einzeln, vielfach sind aber auch mehrere zusammen mit undifferenzierten Zellen zu ganzen Zellnestern vereinigt (Abb. 15). Der Druck der sich anschliessenden, prallgefüllten Eiweisszellen verhindert weitgehend eine Ausdehnung dieser zusammengelagerten Zellen. Der Plasmaanteil ist bei beiden Sorten gering, sodass häufig nur die Kerne in Erscheinung treten.

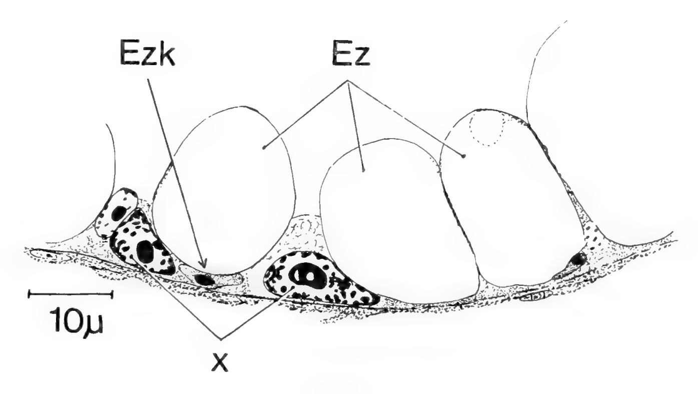


ABB. 15.

Ausschnitt aus dem Mitteldarmdrüsenepithel *(Deroceras)*, dritte Periode der Embryonalzeit. Zwischen den Eiweisszellen liegen Zellen mit vergrösserten Kernen *(x)*.

Die grosskernigen Zellen finden sich im ganzen Mitteldarmdrüsenepithel in regelmässiger Verteilung vor. Sie fehlen einzig an den früher erwähnten Stellen, wo alle Zellen eine Eiweissvakuole ausgebildet haben. Sie treten anfänglich nur vereinzelt im Epithel auf; ihre Zahl nimmt jedoch bis zum Schlüpfmoment stark zu.

Mitosestadien liegen vorwiegend in den Zellnestern. Die dichtgedrängte Zellanordnung verunmöglicht meistens ein genaues Lokalisieren der Kernteilungen. In einem früheren Abschnitt ist schon vermutet worden, dass die Zellver-

mehrung von den kleinen, undifferenzierten Zellen ausgehe. Es ist anzunehmen, dass beide stark differenzierten Zellformen, sowohl die Eiweisszellen als auch die am Ende der Embryonalzeit vorliegenden grosskernigen Zellen, sich selbst nicht teilen, sondern dass ihre Zahl fortwährend aus der Reserve der undifferenziert gebliebenen Zellen vermehrt wird.

d) *Magen*

Der Magen erfährt in der letzten Phase der Embryonalzeit eine besonders starke Ausdehnung. Seine Vergrösserung ist umso auffälliger, als er bis dahin im Vergleich zu den anderen Organen des Mitteldarmsystemes ein nur geringes Wachstum zeigte.

Die Erweiterung des Magens lässt sich gut am lebenden Tier verfolgen. Nach der Verlagerung aus dem Mantelbezirk liegt der Magen als kleiner schmaler Schlauch im Fuss. Innert kurzer Zeit nimmt er die vordere Hälfte des Fusses fast vollständig ein (Abb. 11 u. 12). Er stösst in rostraler Richtung bis an die Ganglienmasse vor und streckt sich gegen caudal bis ungefähr auf die Höhe des hinteren Mantelschildrandes aus. Dorsal liegt ihm der Eiweissack auf, dessen inneres Ende gemeinsam mit dem vorderen Mitteldarmdrüsenabschnitt ihn auch gegen die linke Körperseite zu begrenzt. Die rechte Seite des Magens schliesst sich der Körperwand an. Die jeweiligen topographischen Verhältnisse sind stark vom Kontraktionsgrad der Tiere abhängig. Die obigen Angaben beziehen sich auf ein kriechendes Tier.

Im hintersten Teil des Magens nimmt ein gegen ventral und innen gerichteter Abschnitt, der leicht vom übrigen Magen abgesetzt ist, die Mündungen der beiden Mitteldarmdrüsenlappen und des Darmes auf. Diese Partie wird gleichfalls gedehnt, und die Verbindung mit den anschliessenden Organen wieder stark erweitert. In der Umgebung der Mitteldarmdrüsen- sowie der Oesophageinmündung trägt das Magenepithel Cilien.

Der Magen ist gleich wie die Abschnitte der Mitteldarmdrüse prall mit dem restlichen Eiweiss angefüllt, das der Embryo kurz vor seinem Schlüpfen aufnimmt. Er stellt nun durch die eingelagerte Eiweissmasse ebenfalls ein helles, durchsichtiges Organ dar, das jedoch im Unterschied zu den Drüsenteilen von aussen keine Strukturierung erkennen lässt. Die pralle Füllung bewirkt eine Dehnung der Körperwand, die sich satt über den rundlich vorgebuchteten Magen spannt. Eine geringe Berührung des Tieres mit einem spitzen Gegenstand führt bereits zu einem Platzen des Magens, wobei das eingelagerte Eiweiss mit starkem Druck hervorquillt.

Die gewaltige Ausweitung des Magens wird durch zwei Faktoren ermöglicht. Einerseits wird der Umfang durch zahlreiche neue Zellen, die durch eine starke Kernteilungsaktivität fortlaufend entstehen, vergrössert. Anderseits beginnt während dieser dritten Entwicklungsperiode eine allmähliche Abflachung der

Magenzellen. Das bis dahin zylindrische bis kubische Epithel (Zellhöhe 10-12μ) geht in ein Plattenepithel über, dessen Zellen im Schlüpfmoment in der Höhe noch 1-2μ messen (Abb. 16). Die 8-10μ langen Kerne liegen parallel zum Lumenrand. Mitosestadien treten auch bei diesen extrem niedrigen Zellen häufig auf.

Abb. 16.
Magenepithel abgeflacht *(Deroceras)*.

Im Schlüpfmoment stellt der Magen einen gleichmässig dünnwandigen Sack dar. Er behält diese Struktur bei solange ihm eine Funktion als Eiweisspeicher zukommt. Das für den Magen des Adulttieres typische hohe Epithel bildet sich erst im Laufe der Postembryonalzeit aus.

e) *Vorderdarm*

Im dritten Abschnitt der Embryonalzeit verschwinden im Oesophag die Cilienzellen. Sie sind beim schlüpfreifen Tier nicht mehr festzustellen. Dieser Befund steht im Widerspruch zu der Ansicht von Fol (1880), der angibt, dass sich dieses Organ bei den jungen Schnecken noch lange nach dem Schlüpfen findet.

Gleichzeitig vollzieht sich die Ausgestaltung der Buccalregion weiter. Die Mundteile treten erstmals beim Schlüpfen in Funktion, indem das schlüpfende Tier die Eihüllen durch stetes Zupacken mit Kiefer und Radulazähnen durchbricht. Gleichlautende Angaben finden sich auch bei Künkel (1916) und Carrick (1939).

Eine deutliche Weiterentwicklung zeigt sich während diesem Stadium bei den beiden Vorderdarm- oder Speicheldrüsen. Sie sind zwar schon bald nach Beginn der zweiten Hälfte der Embryonalzeit angelegt; die ersten Differenzierungen zum Drüsengewebe zeichnen sich jedoch erst gegen Ende der Embryonalzeit ab. Im Schlüpfmoment sind die drüsigen Abschnitte noch klein. Sie liegen vor allem dem rostralen Teil des Magens an. Als schmale Zellschicht sind sie zum Teil auch dorsal zwischen Magen und dem ihm aufliegenden Rest des Eiweissackes zu finden (Abb. 11).

f) *Enddarm*

Die Darmschlingen behalten die Anordnung bei, die sie während der zweiten Entwicklungsperiode zwischen der Mitteldarmdrüse eingenommen haben. Sie

verlängern sich mit den Drüsenteilen und gelangen mit diesen in den hinteren Fussabschnitt. Das Darmepithel besteht bis gegen Ende der Embryonalperiode, d. h. noch länger als das des Magens, aus undifferenzierten, zylindrischen Zellen. Erst sehr kurz vor dem Schlüpfen beginnen in einzelnen Abschnitten innerhalb der Zellen kleinere Vakuolen sichtbar zu werden, die nach den üblichen Färbemethoden farblos bleiben. Sie treten zuerst bei der ersten Darmschleife auf. Weitere Vakuolen sind im hintersten, zur Analöffnung führenden Darmschenkel angedeutet. Sie stellen erste Ansätze zu Differenzierungen dar, die im Verlauf der ersten postembryonalen Phase voll ausgestaltet werden.

4. Situation im Schlüpfmoment

1. Das aus dem Ei schlüpfende Tier entspricht in seiner äusseren Körperform der adulten Schnecke. Die Pigmentierung der Haut ist noch unvollständig entwickelt, sodass die inneren Organe durch die Haut hindurch sichtbar sind.
2. Die Urniere ist durch die adulte Niere ersetzt; Herz und Mantelhöhle haben als Kreislauf- bzw. Atemorgane die Funktion von Kopfblase und Podocyste übernommen.
3. Die Cilienzellen des Vorderdarmes sind verschwunden. Die Mundwerkzeuge sind voll funktionsfähig.
4. Die Vorderdarmdrüsen liegen als kleine Drüsenabschnitte vor und über dem Magen. Es sind erst wenige Drüsenzellen ausdifferenziert.
5. Das Eiweissorgan liegt als flacher Sack dorsal und seitlich dem Magen an. Die Zellen sind im Vergleich zu ihrer früheren Ausdehnung stark verkleinert, aber vollständig erhalten. Die Kerne sind weiterhin auffällig gross. Der Eiweissack geht ohne deutliche Abgrenzung in den linken Abschnitt der Mitteldarmdrüse über.
6. Die Mitteldarmdrüse setzt sich aus dem ausgedehnten rechten, im hinteren Teil des Körpers liegenden und dem kleinen linken Abschnitt zusammen. Beide Teile stellen weite ungegliederte Räume dar, die prall mit Eiweiss angefüllt sind. Das Epithel enthält drei histologisch verschiedene Zellformen: *a)* Zellen, die einen den Eiweissackzellen entsprechenden Bau aufweisen, im Unterschied zu diesen jedoch im Schlüpfmoment noch in voller Grösse erhalten sind; *b)* Zellen mit locker verteiltem Plasma, die durch einen stark vergrösserten Kern auffallen; *c)* kleine Zellen, die keinerlei Differenzierung zeigen.
7. Der Magen ist sehr gross und durch die eingelagerte Eiweissmasse weit gedehnt. Seine Zellen haben sich in ein Plattenepithel umgewandelt.

8. Der Enddarm ist in die für das Adulttier typischen vier Schlingen gelegt. Das Epithel zeigt stellenweise in Form von kleinen Vakuolen die ersten Ansätze zu einer Differenzierung.

B. Postembryonale Phase

1. Mitteldarmdrüse

a) *Adulte Drüse*

Allgemein

In neueren Arbeiten werden die verschiedenen Erscheinungsformen der adulten Mitteldarmdrüsenzellen, die von früheren Autoren z. T. als getrennte Zellarten beschrieben wurden, zu zwei Zellsorten zusammengefasst. Thiele (1953) und Sumner (1965a) geben tabellarische Zusammenstellungen der in den wichtigsten Arbeiten unterschiedenen Zellarten und ihrer Bezeichnungen. Im folgenden wird die von Thiele gebrauchte Nomenklatur übernommen. Es soll damit jedoch nichts über die physiologische Leistung der Zellarten ausgesagt sein, die in diesen Benennungen angedeutet ist. Die bei der adulten Drüse von *Deroceras* gewonnenen Resultate stimmen im wesentlichen mit den Angaben von Thiele überein, die in neuester Zeit zum Teil auch von Sumner bestätigt wurden.

Kalkzellen

Den einen Typus der im Mitteldarmdrüsenepithel gelegenen Zellen stellen die sogenannten Kalkzellen dar. Ihr Funktionszyklus wurde von Thiele in drei Stufen unterteilt. Im ersten Stadium sind die Zellen relativ klein (Abb. 18, 20s). Ihr Plasma ist gleichmässig dicht. Auf der nächsten Stufe fallen die Zellen durch ihren beträchtlichen Umfang (Durchmesser basal 50-70μ) sowie ihre stark vergrösserten Kerne auf (Durchmesser bis zu 20μ) (Abb. 18, 20t, 24). Auf den Schnittpräparaten liegen im Cytoplasma zahlreiche kleine Vakuolen. Sie markieren die frühere Lage der Kalkkörner, die mit den meisten Fixiermitteln herausgelöst werden. Auf die Kontroverse über Bau und Funktion dieser Granula soll hier nicht eingegangen werden (vgl. Barfurth (1883), Frenzel (1886), Biedermann/Moritz (1899), Krijgsman (1925 u. 1929), Fretter (1952), Thiele (1953), Abolins (1965), Sumner (1965)).

Oft enthalten die Zellen ein bis drei stark färbbare Kugeln (PAS-neg.) von 5-8μ Durchmesser, die Thiele im Anschluss an Filhol (1934) Parasomen nennt (Abb. 20t). Da sie häufig dem Kern dicht anliegen, lässt sich vermuten, dass zwischen diesen beiden Strukturen physiologische Beziehungen bestehen.

Beim dritten Stadium entsteht in der Zelle ein Hohlraum, der sich stark vergrössert und das Plasma bis auf eine schmale, der Zellmembran anliegende

Schicht verdrängt (Abb. 17, 20u, 24). Der Kern ist stark geschrumpft oder pyknotisch. Die Vakuole enthält eine grosse (Durchmesser bis zu 15μ) oder mehrere kleinere Kugeln, die mehrheitlich homogen sind, z. T. aber auch Vakuolenstrukturen und kleine Partikel in ihrem Innern erkennen lassen. Sie nehmen keinen Farbstoff an, sondern erscheinen immer in ihrer gelbbraunen Eigenfarbe.

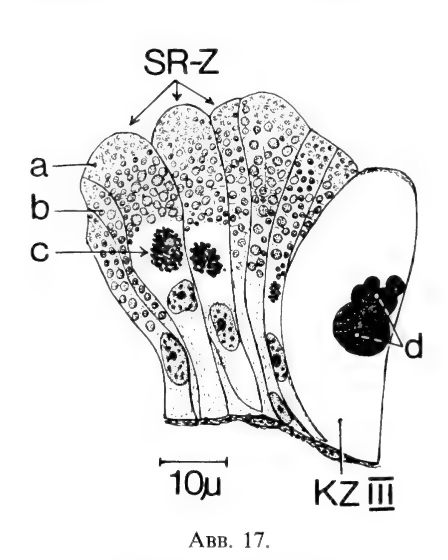


ABB. 17.

Ausschnitt aus dem adulten Mitteldarmdrüsenepithel von *Deroceras*. *a*: apikale Granula, *b*: basale Granula, *c*: krümeliger Einschluss einer Sekretions-Resorptionszelle, *d*: gelbbraune Einschlüsse der Kalkzellen des Stadiums III.

THIELE bringt diese Zellform mit den Kalkzellen in Verbindung, im Unterschied zu anderen Autoren, die sie entweder als selbständige Zellkategorie betrachten oder der zweiten Zellart zurechnen. Verschiedene Zwischenstadien, die bei *Deroceras* beobachtet wurden, bestätigten die Auffassung THIELES, die auch von SUMNER geteilt wird. Die Kugeln werden ins Mitteldarmdrüsenlumen abgegeben. Nach den Angaben der meisten Autoren stellen sie Fermente dar. CUÉNOT (1899) dagegen schreibt ihnen eine exkretorische Funktion zu. Für eine Deutung als Exkretstoffe ergeben sich auch bei *Deroceras* Hinweise. Kugeln von gleicher Farbe und Struktur finden sich sowohl im Darmlumen als auch in den Faeces. SUMNER gelangte in seiner Arbeit an *Helix* ebenfalls zum Schluss, dass die Einschlüsse des Stadiums III Abfallstoffe darstellen. Mit der Abgabe der grossen Kugeln wird der Endzustand der Kalkzelle erreicht. Auch THIELE und SUMNER bezeichnen diese Zellform als degeneriert.

Sekretions-Resorptionszellen

Die Zellen der zweiten Kategorie, die SR-Zellen, sind hoch (40-60μ) und meist schmal (Abb. 17, 20f, 24). Ausdehnung und Form des Apex verändern sich im Laufe des Funktionszyklus. Die Zellen enthalten Granula, die einzeln in Vakuolen gelegen sind. Es lassen sich drei Sorten von Granula unterscheiden (Abb. 17): 1. Im apikalen Teil der Zelle gelegene, auf den Schnittpräparaten nur schwach gefärbte Granula, die möglicherweise identisch sind mit den „apical vacuoles“ die SUMNER und den „clear granules“, die ROSENBAUM und DITZION (1963) beschreiben. 2. Granula, die nach ihrer Reaktion bei der Färbung mit Lichtgrün im Anschluss an KRIJGSMAN von verschiedenen Autoren als „grüne Granula“ bezeichnet werden. 3. Kleine gelbe Granula, die sich in einer im basa-

len Teil der Zelle entstehenden, grossen Vakuole zu einem morulaähnlichen Haufen zusammenlagern. Sie entsprechen vermutlich den bei anderen Arten *(Helix, Arion)* in der Zelle zerstreut auftretenden, sog. „gelben Granula" (Abb. 24), die in dieser Form bei *Deroceras* fehlen. Alle Granulasorten reagieren bei der PAS-Reaktion stark positiv.

Die Granula der ersten beiden Gruppen wurden als Fermente gedeutet (FRENZEL, CUÉNOT, KRIJGSMAN, THIELE) oder mit phagocytären Vorgängen in Zusammenhang gebracht (JORDAN (1918), PECZENIK (1925), ROSEN (1941 u. 1952), SUMNER (1965)). Bei der im nächsten Kapitel beschriebenen Umwandlung der Eiweisszellen zu SR-Zellen ergeben sich Anhaltspunkte, die schliessen lassen, dass die Vakuolen Stoffe enthalten, die aus dem Lumen aufgenommen wurden.

Die krümelige Masse der gelben Granula wird ins Drüsenlumen ausgestossen. Da sich ähnliche Strukturen auch im Darmkanal finden, lässt sich vermuten, dass auch sie, gleich wie die gelbbraunen Einschlüsse der Kalkzellen, Exkretstoffe darstellen. Eine gleiche Ansicht vertritt SUMNER für die in der Zelle zerstreut auftretenden „gelben Granula" von *Helix*. Im Unterschied zu den Kalkzellen ist bei den SR-Zellen das Ausstossen der krümeligen Einschlüsse nicht mit der Degeneration der Zelle verbunden. Ihr Auftreten ist vermutlich an eine bestimmte Stufe im Funktionszyklus der SR-Zellen gebunden. Ebenso scheinen Anzahl und Grösse der übrigen Granulasorten vom Funktionszustand der Zelle abhängig zu sein.

Zellersatz

Die Kalkzellen durchlaufen nur eine Funktionsperiode. Für die SR-Zellen lässt sich die Lebensdauer nicht feststellen; degenerierende Formen weisen jedoch daraufhin, dass sie auch hier zeitlich beschränkt ist.

Der Ersatz der Zellen erfolgt nach THIELE aus indifferenten Zellen. Hohe schmale Zellen mit gleichmässig dichtem Plasma lassen sich auch bei *Deroceras* erkennen. Basal verbreiterte Zellen, die zudem einen leicht vergrösserten Kern enthalten, weisen auf eine Entwicklung zu Kalkzellen hin. Längliche Formen mit vereinzelten Granula deuten möglicherweise einen Übergang zu SR-Zellen an. Auch SUMNER vermutet, dass sich die „thin cells" weiter differenzieren.

Die Bildung neuer Zellen soll nach THIELE in der adulten Drüse ausschliesslich durch amitotische Kernteilungen erfolgen. Bei *Deroceras* lassen sich jedoch sowohl während der ganzen Entwicklung als auch in der ausdifferenzierten Drüse des Adulttieres nur mitotische Kernteilungen nachweisen. Mitosestadien sind besonders deutlich nach der Anwendung von Colchicin. Nach den Angaben von CHÉTAIL (1963) wurde die Substanz in einer Verdünnung von 1:50 000 verwendet. Die Tiere wurden zweimal, 24 und 6 Stunden vor der Fixierung, je eine halbe Stunde in die Colchicinlösung gelegt. Das Auftreten von Mitosefiguren in der adulten Mitteldarmdrüse wurde kürzlich auch bei *Helix* beschrieben (SUMNER 1965).

b) *Umwandlung zur Adultstruktur*

Wie ein Vergleich zeigt, bestehen im Bau des Mitteldarmdrüsenepithels zwischen frischgeschlüpfter Schnecke und Adulttier erhebliche Unterschiede. Das charakteristische Element des jungen Organes, die grossen Eiweisszellen, sind wie aus dem vorigen Abschnitt hervorgeht, im Epithel der adulten Drüse nicht mehr vorhanden. Umgekehrt fehlen die granulaenthaltenden SR-Zellen des erwachsenen Tieres im Schlüpfmoment vollständig. Die Kalkzellen sind als kleine, grosskernige Zellen, die in der späten Embryonalphase zwischen den Vakuolenzellen gelegen sind, erst angedeutet. Von ihren verschiedenen Form- und Funktionsstufen lassen sich noch keine Anzeichen finden. Es laufen demzufolge im postembryonalen Entwicklungsabschnitt noch umfangreiche Umgestaltungs- und Differenzierungsprozesse ab, bis die definitive Struktur der Drüse erreicht ist.

Ein Hervorgehen der adulten Mitteldarmdrüse aus dem Eiweissack und/ oder aus in gleicher Weise vakuolisierten Magendivertikeln wird, wie früher erwähnt wurde, von verschiedenen Autoren angenommen. Über die Umwandlungsvorgänge selbst liegen jedoch nur wenige, unvollständige Angaben einiger älterer Autoren vor: JOURDAIN (1884) erwähnt eine Zellsprossung am inneren Rand der Vakuolen; nach FOL (1880) sollen die „Leberzellen" von Kern und Protoplasma der zerfallenden Eiweisszellen aufgebaut werden, nach BROCK (1886) aus einer unter den Eiweisszellen gelegenen Matrix auswachsen und nach GEGENBAUR (1851) aus den Eiweisszellen entstehen, deren grosse Vakuolen in kleine Tröpfchen zerfallen sollen.

Kalkzellen

In der Mitteldarmdrüse von *Deroceras* zeigt sich nach dem Schlüpfen als erste Veränderung eine deutliche Ausgestaltung der Kalkzellen, die in den grosskernigen Zellen bereits embryonal vorgebildet werden (Abb. 15). Auch BROCK (1886) gibt an, dass die Kalkzellen schon auf den frühesten der von ihm untersuchten Entwicklungsstadien vorhanden waren und zwar bereits in typischer Ausbildung. Diese letztere Feststellung liess sich jedoch nicht bestätigen. Nur bei vereinzelten Tieren sind die Kalkzellen schon im Schlüpfmoment in voller Grösse ausgebildet. Sie liegen jedoch auch bei diesen Ausnahmefällen noch nicht in allen Erscheinungsformen vor. Normalerweise tritt erst nach dem Schlüpfen neben den Kernen, die ihren definitiven Umfang teilweise bereits am Ende der Embryonalperiode erreichen und an deren Grösse oft der Zelltyp allein erkennbar ist, nun auch der Zelleib deutlich hervor (Abb. 18). Die Kalkzellen dehnen sich in den ersten postembryonalen Tagen zur Grösse des bei der adulten Drüse beschriebenen Stadiums II aus, dem sie um den vierten bis sechsten Tag auch in der Struktur entsprechen (Abb. 20t).

Das in zunehmendem Masse auftretende erste Stadium der Kalkzellen weist auf eine starke Vermehrung dieses Zelltyps hin. Vergleiche ergeben, dass nach den ersten postembryonalen Tagen die Zahl der deutlich ausgebildeten Kalkzellen gegenüber der Anzahl der im Schlüpfmoment erkennbaren vergrösserten Kerne mindestens das Doppelte beträgt. Es nimmt somit nicht nur die Grösse, sondern auch die Zahl der Kalkzellen unmittelbar nach dem Schlüpfen stark zu.

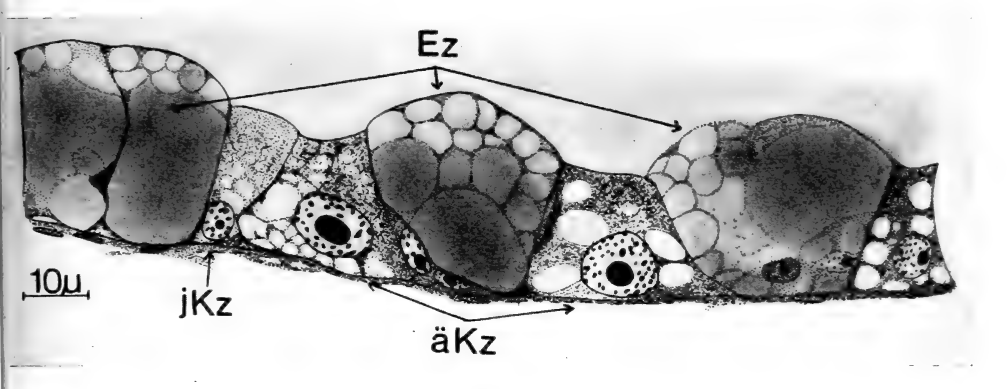


ABB. 18.

Ausschnitt aus dem Mitteldarmdrüsenepithel *(Deroceras)*, vierter Postembryonaltag. Grosse Eiweissvakuole im Umfang reduziert, Zahl der kleinen Vakuolen vermehrt, Entwicklung der Kalkzellen.

j *KZ:* junge Kalkzelle, *ä KZ:* ältere Kalkzelle.

Die dritte Erscheinungsform der Kalkzellen, die grosse Vakuolenzelle, fehlt in der ersten Phase der Postembryonalzeit vollständig. Sie wird häufig bei sieben bis acht Tage alten Tieren sichtbar. Auffällig ist, dass die ersten Zellen, die in diesem Endstadium auftreten, oft unvollständig entwickelt sind. Es fehlen ihnen die normalerweise in der grossen Vakuole enthaltenen Einschlüsse. Die auf den Schnittpräparaten leer erscheinende Vakuole enthält höchstens eine kleine, bei der Färbung nach Prenant grüngefärbte Partikel. Ungefähr vom achten postembryonalen Tag an liegen die Kalkzellen in allen ihren Erscheinungsformen vor, wobei wie bei der adulten Drüse bald der eine, bald der andere Typ zahlenmässig überwiegt.

Umwandlung der Eiweisszellen zu SR-Zellen

Bei den Eiweisszellen zeigen sich die ersten Andeutungen eines Strukturwandels im Durchschnitt erst um den vierten postembryonalen Tag. Die Veränderung besteht in erster Linie in einer vermehrten Ausbildung von kleineren Vakuolen. Wie früher beschrieben wurde, nimmt am Ende der Embryonal-

periode die grosse Eiweissvakuole den grössten Teil der Zelle ein. Kleinere Vakuolen sind nur in geringer Anzahl in der Nähe des Kernes, seitlich oder zum Teil als schmale Randschicht am Apex der Zelle zu finden. Auf dieser gegen das Lumen gerichteten Seite treten sie nun in stärkerem Masse auf (Abb. 18, 19a, 20c und d). Sie dringen vom Zellapex her in immer grösserer Zahl weiter gegen basal vor. In der Grösse variieren die kleinen Vakuolen stark; ihr Durchmesser kann bis zu 15µ betragen.

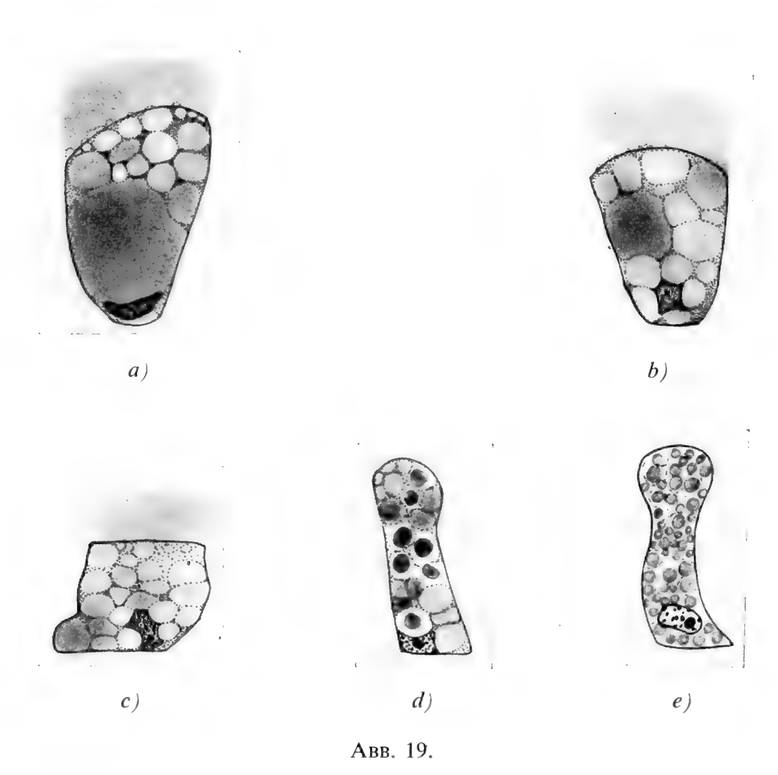


Abb. 19.

Postembryonale Umwandlung der Eiweisszellen zu Sekretions-Resorptionszellen in der Mitteldarmdrüse von *Deroceras*.

a) kleine Randvakuolen neben grosser Eiweissvakuole,
b) frühere grosse Eiweissvakuole stark reduziert, in
c) verschwunden, kleine Vakuolen vermehrt,
d) gefärbter Inhalt der kleinen Vakuolen z.T. zu grösseren Kugeln kondensiert,
e) Sekretions-Resorptionszelle mit Granula.

Parallel zur Ausdehnung der kleinen Vakuolen wird der Umfang der grossen Vakuole reduziert. Sie weicht aus dem apikalen Teil der Zelle zurück und liegt oft noch längere Zeit in geringer Grösse dem basalen Zellrand an. Schliesslich schwindet auch dieser letzte Rest, und die kleinen Vakuolen nehmen ihren Platz gänzlich ein (Abb. 19c).

Wie bei den Zellen des Eiweissorganes zeigt sich auch hier gleichzeitig mit der Reduktion des Vakuolenvolumens eine Änderung in der Färbereaktion. Am auffälligsten ist sie bei der PAS-Reaktion sichtbar. Die tiefrote Farbe der zentralen Vakuole beginnt sich zu verlieren. Die kleinen Vakuolen dagegen ergeben weiterhin, gleich wie auch die extracellulär im Mitteldarmdrüsenlumen gelagerten Stoffe, eine stark positive Reaktion. Sie heben sich dadurch deutlich vom Rest der grossen Vakuole ab. Färbeunterschiede treten zwischen ihnen bei der PAS-Reaktion nicht auf. Im Gegensatz dazu sind bei der Färbung nach Prenant die früher schon erwähnten Farbdifferenzen der Randvakuolen deutlich ausgeprägt (Abb. 19). Es ist anzunehmen, dass auch hier die gelben, in der Färbung mit dem Inhalt des Drüsenlumens übereinstimmenden Vakuolen, Stoffe enthalten, die aus dem Lumen aufgenommen wurden. In den grüngefärbten Vakuolen, die die gleiche Färbung zeigen wie die frühere grosse Eiweissvakuole, scheint bereits eine Transformation der eingelagerten Stoffe stattgefunden zu haben. Gesetzmässigkeiten in der Verteilung von grün- und gelbgefärbten Vakuolen innerhalb der Zelle lassen sich keine finden. Vielfach, vor allem bei Zellen, die nur noch kleine Vakuolen enthalten, wird ein Überwiegen der gelbgefärbten beobachtet.

Zwischen den Vakuolen ist ein nach der Prenant-Färbung rotgefärbtes Plasmanetz sichtbar, das die einzelnen Vakuolen umgibt und sie gegeneinander deutlich abgrenzt. Wie bei den grossen Eiweisszellen des Eiweissackes, bildet sich auch bei den kleineren der Mitteldarmdrüse häufig am apikalen Zellrand eine breitere Plasmazone aus.

Nach einem nächsten Entwicklungsschritt ist die angefärbte Substanz, welche die kleinen Vakuolen bis dahin gleichmässig ausfüllte, vom umsäumenden Plasma abgehoben (Abb. 19d, 20e) und im Zentrum der Vakuole zu einer grossen homogenen Kugel kondensiert. Um diesen inneren Bezirk ist eine unterschiedlich breite, auf den Schnittpräparaten ungefärbte Zone entstanden. Die bei der Prenant-Färbung intensiv rotgefärbten Plasmastränge treten allmählich zurück und umspannen die nun farblosen Vakuolen nur noch als feine Fäden. Die in der Vakuole enthaltene Kugel färbt sich bei Prenant grün an.

Nach dem Auftreten dieser in einer farblosen Vakuole gelegenen Kugeln, präsentieren sich die ehemaligen Vakuolenzellen in einem den SR-Zellen der adulten Drüse vergleichbaren Zustand. An Stelle der anfänglich sehr grossen treten in der Folge kleinere Granula auf (Abb. 19e), bis schliesslich eine in adulttypischer Weise mit kleinen Granula dichtgepackte Zelle vorliegt. In einzelnen Fällen belegt ein noch am basalen Zellrand erhaltener Vakuolenrest die Herkunft aus den Eiweisszellen.

Während dieser Umwandlungsvorgänge verlieren die Kerne ihre abgeplattete Form wieder. Sie liegen im basalen Teil der Zelle zwischen den kleinen Vakuolen eingebettet und sind stark unregelmässig geformt (Abb. 19b, c, d).

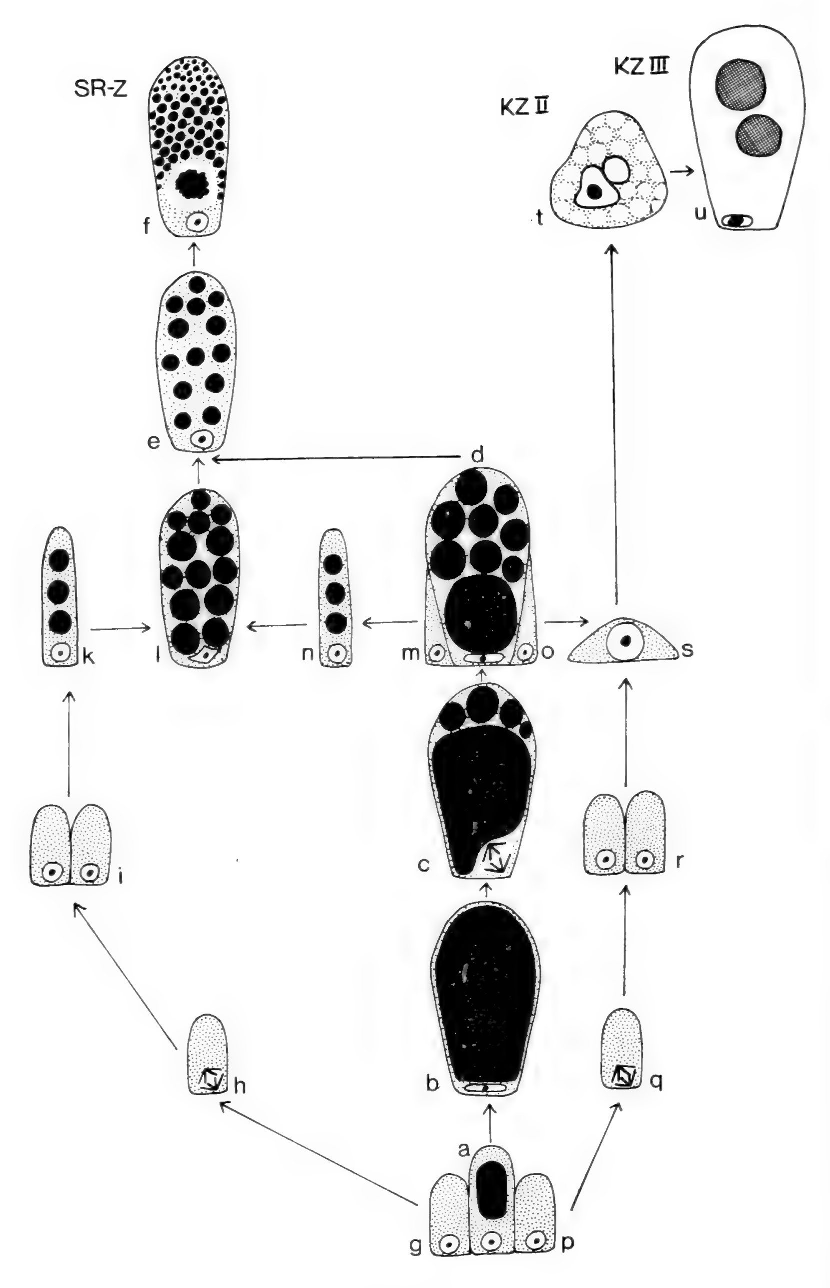


ABB. 20.

Schematische Übersicht: Ausbildung und Umgestaltung der verschiedenen Zellformen der Mitteldarmdrüse im Laufe der embryonalen und postembryonalen Entwicklung (Limaciden). Nähere Angaben im Text.

Später, meist erst nach der Ausbildung der kleinen Granula, sind die Kerne wieder von annähernd kugeliger Gestalt (Abb. 19e, 20e, f).

Die Höhe der Zellen hat sich in von Individuum zu Individuum unterschiedlichem Masse verringert. Die Zellen sind oft im basalen Teil verschmälert und ragen kolbenförmig ins Lumen vor. Die basale Verengung scheint mit der Ausdehnung der Kalkzellen und dem Auftreten zahlreicher neuer Zellen in Zusammenhang zu stehen.

Die typischen SR-Zellen treten im Durchschnitt um den sechsten bis achten postembryonalen Tag auf. Etwas später lassen sich auch die im basalen Teil der Zelle in einer Vakuole angehäuften granulären Massen nachweisen (Abb. 20f).

Während diesen Umwandlungsvorgängen setzt die follikuläre Gliederung der Mitteldarmdrüse ein. Die Oberfläche des Organes wird dadurch stark vergrössert. Eine Zunahme der Zellzahl wurde bei den Kalkzellen bereits erwähnt. Aber auch die Anzahl der nun vorhandenen SR-Zellen übersteigt bei weitem die Zahl der früheren Vakuolenzellen. Es sind oft bereits deutlich mehr Zellen mit mehreren kleinen Vakuolen ausgebildet, als ursprünglich Eiweisszellen vorhanden sein konnten. Das deutet darauf hin, dass die ersten der neuentstehenden Zellen nicht sogleich den Bau der ausdifferenzierten SR-Zellen annehmen und Granula ausbilden, sondern, solange in den ehemaligen Eiweisszellen noch die kleinen Vakuolen vorliegen, gleichfalls Vakuolenstrukturen enthalten (Abb. 20, k und n→l).

Zellvermehrung

Für das späte Embryonalstadium wurde das gehäufte Auftreten von Mitosestadien in den Zellnestern betont und daraus geschlossen, dass die Zellvermehrung von den undifferenziert gebliebenen Zellen ausgehe. In der postembryonalen Phase sind Mitosekerne oft in unmittelbarer Nähe von restlichen Eiweissvakuolen gelegen. Sie weisen auf Kernteilungen innerhalb der Eiweisszellen hin (Abb. 20c). In vielen Fällen lassen sich jedoch infolge der dichtgedrängten Zellanordnung die Mitosestadien nicht mit Sicherheit den Vakuolenzellen zuordnen. Einen sichern Beweis erbrachte eine durch die Präparationsmethode aus dem Zellverband abgesprengte Eiweisszelle, die frei ins Mitteldarmdrüsenlumen zu liegen gekommen war. Ihr basal in der Zellmitte gelegener Kern befindet sich in der Anaphase (Abb. 21). Es zeigt sich damit, dass die früher stark verformten Eiweisszellkerne ihre Teilungsfähigkeit beibehalten haben und nun nach ihrer erneuten Umgestaltung zur Zellvermehrung beitragen.

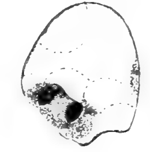


Abb. 21.

Zellkern einer Eiweisszelle der Mitteldarmdrüse in Teilung *(Deroceras)*.

Der Nachweis von Mitosestadien in Eiweisszellen erlangt eine besondere Bedeutung im Hinblick auf die Differenzierung kleinerer Mitteldarmdrüsenabschnitte, die ausschliesslich Vakuolenzellen enthalten. Es sind an diesen Stellen weder in der Embryonalperiode angelegte Kalkzellen vorhanden, noch finden sich indifferente Zellen, aus denen ein Hervorgehen der Adultelemente möglich wäre. Es ist anzunehmen, dass es hier durch die Kernteilungsaktivität der Eiweisszellen zur Bildung neuer Zellen kommt (Abb. 20 m und o), die sich zu Kalk- und SR-Zellen weiterentwickeln (Abb. 20, m→n und o→s).

2. Eiweissack

Die Verlagerung des Eiweissackes ins Körperinnere, die im Schlüpfmoment noch voll im Gange ist, kommt in den ersten postembryonalen Tagen zum Abschluss. Der dorsal vom Magen gelegene Abschnitt folgt dem bereits nach ventral und hinten vorgerückten inneren Teil auf die linke Seite. Er liegt schliesslich der hintersten Partie des Magens seitlich an. Das Epithel des verlagerten Abschnittes enthält anfänglich noch die für den Eiweissack typischen Vakuolenzellen, deren Umfang bei den einzelnen Individuen in unterschiedlichem Masse reduziert ist. Nach dem 6. bis 7. postembryonalen Tag zeigt das Epithel in demselben Abschnitt den Bau der Mitteldarmdrüse, wo sich mittlerweile die Differenzierung zur Adultstruktur weitgehend oder ganz vollzogen hat. Die in einzelnen Fällen zwischen den Elementen der adulten Drüse gelegenen Vakuolenzellen mit grossen, für den Sack typischen Kernen, lassen noch erkennen, dass dieser Abschnitt ursprünglich das Eiweissorgan darstellte. Der Eiweissack wird somit in der ersten Postembryonalzeit zu einem Lappen der Mitteldarmdrüse umgebaut. Wie bei den übrigen Mitteldarmdrüsenteilen werden auch hier die Vakuolenzellen umgewandelt und in die Adultform des Epithels einbezogen. Die früher in extremer Weise differenzierten Zellen des Eiweissorganes sind in Form und Grösse bereits gegen den Schlüpfmoment den Vakuolenzellen der übrigen, später entstandenen Mitteldarmdrüsenabschnitte sehr ähnlich geworden (Abb. 14). Es erstaunt daher nicht, dass auch sie erhalten bleiben und sich in gleicher Weise zu Elementen des definitiven Epithels umbilden.

Die Umwandlungsvorgänge, die schon am Ende der Embryonalperiode einsetzten, laufen nach dem Schlüpfen in gleicher Weise fort. Die schon erwähnte Änderung in der Färbereaktion tritt nun deutlich in Erscheinung. Im allgemeinen zeigt sich der Farbumschlag zuerst bei den in der Spitze des Eiweissackes gelegenen Zellen.

Die Verkleinerung der Zellen geht mindestens dort, wo die Zellen nicht schon im Schlüpfmoment sehr stark abgeflacht sind, in den ersten postembryonalen Tagen weiter. Die Zellgrössen variieren weiterhin von Individuum zu Individuum sehr stark.

Im grossen und ganzen entsprechen die verkleinerten Sackzellen in ihrer Struktur den sich umwandelnden Vakuolenzellen der übrigen Mitteldarmdrüsen-

abschnitte. Zwischen den einzelnen Zellen können sich hier jedoch deutliche Unterschiede in der Ausdehnung der Plasmabezirke und in der Anzahl und Verteilung der kleinen Vakuolen ergeben.

Die Kerne sind anfänglich noch vielfach in ihrer auffälligen, ursprünglichen Grösse erhalten und in der Form den kleinen Vakuolen angepasst. Der Kernumfang wird allmählich reduziert und nimmt wieder normalere Ausmasse an. Unregelmässig geformte Kerne treten immer seltener auf.

Zellen, die neben einer Vakuole und einem vergrösserten Kern im apikalen Teil kleine Vakuolen oder Granula enthalten, zeigen, dass auch hier gleich wie bei den übrigen Mitteldarmdrüsenabschnitten aus den Vakuolenzellen SR-Zellen hervorgehen. Über die Herkunft der Kalkzellen in diesem vom Eiweissack stammenden Teil und der später für das Wachstum des Epithels und den Zellersatz benötigten indifferenten Zellen, können nur Vermutungen geäussert werden.

Im Unterschied zu den meisten Abschnitten der übrigen Mitteldarmdrüsenteile weist der Eiweissack nur eine Zellsorte, die Vakuolenzellen, auf. Da sich die Kerne der Eiweissackzellen wieder zur normalen Grösse zurückverwandeln, ist anzunehmen, dass auch sie, wie die Kerne der übrigen Vakuolenzellen, bei denen sich Mitosen deutlich nachweisen lassen, noch zur Teilung befähigt sind und neue Zellen entstehen lassen, aus denen sich die weiteren Adultelemente entwickeln.

3. Magen

In den ersten postembryonalen Tagen liegt das Magenepithel unverändert in seiner abgeflachten Form vor. Vom vierten bis fünften Tag an beginnt im Durchschnitt die Höhe der Zellen wieder zuzunehmen. Sie beträgt im ausdifferenzierten Epithel bei den grössten Zellen bis zu 50µ. Die Zellen sind im basalen Abschnitt häufig äusserst schmal und weiten sich gegen den Apex zu stärker aus. Im voll entwickelten Epithel ist die Zellhöhe an den meisten Stellen nicht einheitlich. Auf einige eng zusammengelagerte hohe Zellen folgen meist niedrigere (Abb. 22).

Parallel zu den Änderungen in der Zellgestalt differenziert sich die für die Adultform des Magens typische Zellstruktur heraus. Das gleichmässig dichte Plasma lockert sich auf und schliesst zwischen sich kleinere Vakuolen ein. Bei der Färbung nach Millot treten am apikalen Zellrand zahlreiche kleine bläschenartige Strukturen auf, die intensiv rotgefärbt sind.

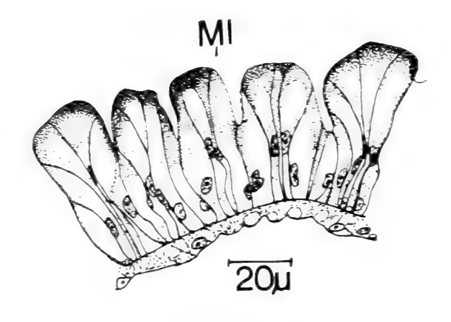


Abb. 22.

Magenepithel, adulter Bau (*Deroceras*).

Während allen Differenzierungsschritten lassen sich häufig Mitosen nachweisen. Durch die fortlaufende Neuentstehung von Zellen wird die mit dem Übergang zur zylindrischen Zellform verbundene Verkleinerung der Grundflächen ausgeglichen, sodass sich der Umfang des Magens ungefähr gleich bleibt. Einzig die starke Spannung verschwindet mit der Abnahme der eingelagerten Eiweissmassen.

Die definitive Struktur des Magens wird im Durchschnitt um den siebten bis achten Postembryonaltag erreicht.

4. Enddarm

Die Differenzierung des Darmes setzt mit der Ausbildung von kleinen Vakuolen in einzelnen Abschnitten noch unmittelbar vor dem Ende der Embryonalzeit ein. Sie vollzieht sich nach dem Schlüpfen weiter. Die Adultstruktur des Darmes wird im Laufe der zweiten Woche erreicht. In den ersten postembryonalen Tagen fällt besonders die Ausbildung von Granula auf (Durchmesser 1-4μ je nach Schnittserie) die nur in der nach der rechten Seite zu gerichteten Schleife, die in den zur Mantelhöhe aufsteigenden Schenkel übergeht, auftreten. Die Granula färben sich rot (Millot), schwarz (Prenant) oder gelb (Azan) an und füllen apikal vom Kern die Zelle in grösserer Zahl aus. Möglicherweise sind sie identisch mit Granula, die von Haffner (1923) und Sumner (1966) in Keulenzellen des Darmkanales von *Helix* beschreiben.

Der Darmkanal des adulten Tieres zeigt verschieden strukturierte Abschnitte. An einzelnen Stellen tragen die Zellen lange Cilien, während an anderen ein Stäbchensaum ausgebildet ist. Streckenweise enthalten annähernd alle Zellen Vakuolen; in anderen Abschnitten liegen nur einzelne Vakuolenzellen zwischen Zellen mit gleichmässig dichtem Plasma. Eine genauere histologische Analyse des voll entwickelten Darmes wurde nicht durchgeführt.

5. Vorderdarmdrüsen

Die Vorderdarmdrüsen vergrössern sich in den ersten Tagen nach dem Schlüpfen stark. Sie dehnen sich um die vordere Partie des Magens weiter aus. Vor allem aber erweitern sich die auf der Dorsalseite des Magens gelegenen Abschnitte; ihre Vergrösserung erfolgt parallel zum Weichen des Eiweissackes, dessen Platz sie schliesslich einnehmen.

6. Fütterungsversuche

a) *Futteraufnahme*

In den ersten Tagen nach dem Schlüpfen nehmen die jungen Schnecken keine Nahrung auf. Ein Fressen an den Gallertresten der eigenen Eihülle oder an be-

nachbarten Eiern, wie CARRICK (1939) für *Agriolimax* angibt, liess sich nie beobachten. Die frischgeschlüpften Tiere verliessen das Gelege meistens rasch. Am Salat, auf dem die Schnecken nach dem Schlüpfen gehalten wurden, lassen sich keine Frasspuren finden. Die Exkremente sind anfänglich weisslich und zeigen erst nach einigen Tagen eine Grünfärbung, wie sie bei adulten Tieren nach Salatfütterung auftritt. Da die Durchsichtigkeit der Haut in den ersten postembryonalen Tagen erhalten bleibt, kann eine Futteraufnahme zudem leicht am lebenden Tier nachgewiesen werden. Das im Salat enthaltene Chlorophyll passiert mindestens zum Teil den Verdauungskanal unzerstört, sodass unter der Lupe in den Mitteldarmabschnitten gelegene, grüngefärbte Nahrungsbestandteile gut erkennbar sind.

Der Zeitpunkt der ersten Futteraufnahme variiert stark. Von einer grösseren Anzahl frischgeschlüpfter Schnecken frassen einige wenige (7 von 53) bereits am vierten Tag, ungefähr ein Drittel (23 von 71) am fünften, mehr als die Hälfte (46 von 76) am sechsten und fast alle (81 von 90) am achten Tag.

Auffallend ist, dass der Beginn der Nahrungsaufnahme zeitlich ungefähr mit dem Auftreten der definitiven Strukturen in der Mitteldarmdrüse zusammenfällt. FOL (1880) beschreibt denn auch, dass die jungen Schnecken, wenn der Eiweissvorrat aufgebraucht ist, beginnen, vegetabilische Nahrung zu sich zu nehmen, worauf die larvale „Leber" sich alsbald in die adulte Drüse umwandle. Nach dieser Darstellung gibt erst das Grünfutter den Anstoss zur Umgestaltung.

Die Beobachtungen an *Deroceras* führen jedoch zu einer anderen Folgerung. Auf Grund verschiedener Sachverhalte ist nicht anzunehmen, dass bei *Deroceras* die erste Nahrungsaufnahme einen so entscheidenden Einfluss auf die Umbildungsprozesse der Mitteldarmdrüse ausübt. So sind die Kalkzellen schon embryonal angelegt und in vereinzelten Fällen bereits im Schlüpfmoment bis zum Stadium II entwickelt. Auch die ersten Differenzierungen innerhalb der Eiweisszellen, wie die Bildung der kleinen Vakuolen, fallen sicher in die Zeit vor der ersten Futteraufnahme.

Der Frage nach der Bedeutung der Grünfutteraufnahme für den Ablauf der Differenzierungsprozesse wurde durch Versuche an ungefütterten und eiweissgefütterten Schnecken nachgegangen.

b) *Ungefütterte Tiere*

Eine Anzahl frischgeschlüpfter Schnecken wurde von jeglicher Nahrung ferngehalten. Die Tiere wurden unmittelbar nach dem Schlüpfen in Glasröhrchen gebracht, die auf beiden Seiten mit Nylongaze verschlossen und mit feuchter Watte bedeckt waren.

Ungefütterte und gefütterte Tiere einer Kontrollgruppe entsprechen sich in ihrem Wachstum in den ersten Tagen. Erst später bleibt die Grössenzunahme der Schnecken, die kein Futter erhalten, deutlich zurück.

Bei der histologischen Analyse der Hungertiere zeigt sich, dass die Eiweisszellen der Mitteldarmdrüse zu granulaenthaltenden SR-Zellen umgebildet sind. Es fehlen jedoch überall die in einer grösseren Vakuole zusammengelagerten gelben Granula. Die Kalkzellen liegen in allen Stadien vor. Auch bei ihnen besteht die einzige Abweichung vom Bild, das sich bei der Drüse normal gefütterter Tiere bietet, in einem Ausbleiben der gelbbraunen Einschlüsse, die sonst beim Stadium III auftreten. Gleich wie bei den ersten im Stadium III erscheinenden Kalkzellen ist höchstens eine kleine, bei der Färbung nach Prenant grüne Partikel in der grossen Vakuole zu finden.

c) *Eiweissfütterung*

Fol versuchte die Abhängigkeit der Umwandlung der Eiweisszellen von der Nahrung zu beweisen, indem er frischgeschlüpfte Schnecken *(Helix)* weiterhin mit Eiweiss fütterte. Die Eiweisszellen, die nach Fol nur im Eiweissack ausgebildet sind, sollen dabei in ihrer ursprünglichen Struktur über den Schlüpfmoment hinaus erhalten bleiben. Die Umbildung des Eiweissackes wird so lange verhindert, wie die Eiweisszufuhr andauert und erfolgt erst nach der Aufnahme von Grünfutter. In der gleichen Arbeit (1880) beschreibt jedoch Fol, dass der Umbau des Eiweissackes mit einem teilweisen Zerfall der Zellen verbunden sei, wobei die Zellmembranen bereits in den letzten Stunden vor dem Schlüpfen verschwinden. Es erscheint daher unwahrscheinlich, dass das im Schlüpfmoment in vollem Zerfall begriffene Organ unter dem Einfluss einer erst postembryonal wirksam werdenden Eiweissfütterung sich rekonstituieren und seine volle Funktion wieder aufnehmen soll.

Beim Eiweissack der Limaciden bleiben die Zellen zwar über die Embryonalperiode hinaus intakt: sie liegen aber im Schlüpfmoment in stark reduzierter Form vor. Es ist daher nicht anzunehmen, dass sie nach ihrer Verlagerung ins Körperinnere ihre volle Funktion und Grösse bei einer fortgesetzten Eiweisszufuhr wieder erlangen. Auf der Höchststufe ihrer Entwicklung stehen dagegen beim Schlüpfen die in den übrigen Mitteldarmdrüsenabschnitten gelegenen Eiweisszellen, die den Eiweissack in seiner Funktion abgelöst haben. Sie finden sich auch bei *Helix*, wo sie anscheinend von Fol dem Eiweissack zugerechnet wurden. Es wäre denkbar, dass diese noch voll tätigen Eiweisszellen ihre Vakuolenstruktur und ihre transitorische Funktion bei einer weitergehenden Eiweissaufnahme beibehalten und sich vorerst nicht ausdifferenzieren.

Eiweissfütterungsversuche, die an *Deroceras* wiederholt wurden, bestätigten jedoch diese Annahme nicht. Jungen Schnecken, die auf gleiche Art wie die ungefütterten Tiere gehalten wurden, stand vom Schlüpfmoment an als einzige Nahrungsquelle — abgesehen von den im Körperinneren gespeicherten Stoffen — das Eiweiss frisch abgelegter oder unentwickelter Eier zur Verfügung. Das Eiweiss wurde nach den Angaben von Fol durch Anstechen der Eier zum Hervorquillen gebracht.

Die histologische Untersuchung der mit Eiweiss gefütterten Tiere zeigt, dass die grossen Eiweissvakuolen sowohl in dem ehemaligen Sackabschnitt als auch in allen übrigen Teilen der Mitteldarmdrüse verschwunden sind. Die Umwandlung der Eiweisszellen ist jedoch bei annähernd gleich alten Individuen unterschiedlich weit fortgeschritten. Bei den einen Tieren hat sich die Entwicklung bis zur Ausbildung von Granula vollzogen. Diesen SR-Zellen fehlen stets die in einer einzigen Vakuole zusammengelagerten Einschlüsse. Bei einer zweiten Gruppe führte die Differenzierung nur bis zum Entstehen der kleinen angefärbten Vakuolen, die von deutlich hervortretenden Plasmasträngen umgeben sind. Der Kern ist in seiner für dieses Stadium typischen unregelmässigen Form erhalten.

Die Kalkzellen treten überall in allen drei Stadien auf. Im Unterschied zu den normalgefütterten Tieren unterbleibt die Bildung der gelbbraunen Kugeln in den Vakuolenzellen des Stadiums III.

Bei allen Tieren der zweiten und bei einzelnen der ersten Gruppe ist die follikuläre Gliederung der Mitteldarmdrüse ausgeblieben oder nur schwach ausgeprägt. Auffällig ist, dass die Follikelbildung auch bei Tieren, die nach dem Entwicklungsgrad der SR-Zellen unter die erste Gruppe fallen, wenig weit fortgeschritten sein kann. Das weist möglicherweise darauf hin, dass auch bei ihnen anfänglich eine Verzögerung in der Umbildung der Drüse vorlag.

Der ersten Gruppe mit weit differenziertem Epithel gehören neben einzelnen jüngeren vor allem die älteren der untersuchten Tiere an. Die kleinen Vakuolen sind dagegen fast ausschliesslich nur bei drei bis vier Wochen alten Tieren erhalten geblieben.

Ein Ausbleiben oder verlangsamtes Ablaufen der Differenzierungsvorgänge im Mitteldarmdrüsenepithel, die zu einem Fortbestehen transitorischer Strukturen führen, ist auch bei normalgefütterten Tieren beobachtet worden. Die Verzögerung in der Umgestaltung ist jedoch in diesen Fällen stets mit fehlendem Wachstum und einem kümmerlichen Aussehen verbunden. Die mit Eiweiss gefütterten Tiere zeigen dagegen mindestens in den ersten drei Wochen eine starke Grössenzunahme, die dem Wachstum der Tiere einer normalgefütterten Kontrollgruppe entspricht. Ebenso setzt die Ausbildung der Geschlechtsorgane ein. Das Erhaltenbleiben von Strukturen, die sonst nur der ersten postembryonalen Zeit zukommen, ist somit bei den mit Eiweiss gefütterten Tieren nicht auf eine allgemeine Entwicklungsverzögerung zurückzuführen.

Die Mitteldarmdrüse dehnt sich entsprechend den allgemeinen Wachstumsvorgängen gleichfalls aus. Ihre Vergrösserung drückt sich deutlich in den häufigen Mitosen aus. In einem früheren Abschnitt ist erwähnt worden, dass die neuentstehenden SR-Zellen eine Struktur annehmen, die mit dem Entwicklungsgrad der ehemaligen Eiweisszellen übereinstimmt. Dies zeigt sich besonders deutlich bei den mit Eiweiss gefütterten Tieren.

Das Ziel dieser Versuche, eine an die embryonale lückenlos anschliessende postembryonale Eiweissaufnahme, lässt sich nicht erreichen. Beobachtungen ergaben, dass die frischgeschlüpften Schnecken nicht nur kein Interesse für Salat bekunden, sondern anfänglich auch keine Reaktion auf Eiweissfutter zeigen. Die Tiere kriechen in der ersten Postembryonalzeit um die Eier herum, ohne das Eiweiss zu beachten. Fressbewegungen sind keine festzustellen. In einzelnen Fällen begannen die Tiere am zweiten bis dritten, im Durchschnitt um den fünften Tag intensiv Eiweiss aufzunehmen. Nach der dritten bis vierten Woche scheint die Intensität der Eiweissaufnahme nachzulassen. Auf die Bedeutung, die möglicherweise der nur zeitweiligen Eiweissaufnahme zukommt, soll im nächsten Abschnitt eingegangen werden.

d) *Folgerungen aus den Fütterungsversuchen*

Die frischgeschlüpften Schnecken leben in der ersten Postembryonalzeit von den Eiweissvorräten, die sie im Körperinneren aufgespeichert haben. Damit steht den gefütterten wie den ungefütterten Tieren anfänglich die gleiche Nahrung zur Verfügung. Ein Ausbleiben des Grünfutters wirkt sich dementsprechend erst nach einiger Zeit, wenn die Vorräte aufgezehrt sind, auf das Wachstum der Tiere aus.

Die Fütterungsversuche zeigen, dass sowohl die Umwandlung der Eiweisszellen zu den granulaenthaltenden SR-Zellen als auch die Ausbildung der verschiedenen Stadien der Kalkzellen unabhängig von der Aufnahme vegetabilischer Nahrung vor sich geht. Es folgt daraus, dass der ersten Grünfutteraufnahme für die Umbildung des Epithels nicht die Bedeutung eines auslösenden Reizes zukommt.

Die Entwicklung der Kalkzellen verläuft anscheinend vollständig unbeeinflusst von der Ernährungsart. Auch eine weitergehende Eiweissernährung wirkt sich nicht auf ihre Differenzierung aus.

Bei den Vakuolenzellen scheint dagegen der Verlauf der Entwicklung in der ersten Postembryonalzeit durch das in den Drüsenlumina gespeicherte Eiweiss bestimmt zu werden, das die späteren SR-Zellen zuerst noch zu verarbeiten haben. Entsprechend dieser Verdauungsarbeit verstärkt sich die Bildung der für die Eiweissaufnahme charakteristischen Struktur, der kleinen Vakuolen. Im Unterschied zu der während der Embryonalperiode erfolgenden Nahrungsaufnahme, werden die resorbierten Stoffe nicht mehr in einer grösseren Vakuole angehäuft. Besonders deutlich zeigt sich die Anpassung an die vorübergehende Ernährungsweise bei den neuentstehenden Zellen, die, solange noch Eiweissstoffe vorliegen, gleichfalls kleine Vakuolen ausbilden. Es lässt sich daher vermuten, dass die Weiterentwicklung der Eiweisszellen zu der ausdifferenzierten Form der SR-Zellen durch das Fehlen von Eiweisstoffen gefördert wird.

Diese Annahme bestätigen die weiterhin mit Eiweiss gefütterten Tiere, bei denen während den ersten drei bis vier Wochen mindestens mehrheitlich die Vakuolenstrukturen erhalten bleiben. Zu einem gleichen Schluss führt auch die

in manchen Fällen beobachtete Tatsache, dass die Ausbildung der Granula zeitlich ungefähr mit dem Auftreten von leeren Lumina in der Mitteldarmdrüse zusammenfällt. Auch aus dem Vergleich mit der Mitteldarmdrüsenentwicklung der Arioniden ergeben sich Anhaltspunkte, die für die Richtigkeit dieser Annahme sprechen. Bei *Arion* ist die Masse der extracellulär gelagerten Eiweisstoffe gering; die neuentstehenden Zellen bilden entsprechend sogleich Granula aus.

Unbekannt bleibt, was bei einem Teil der mit Eiweiss gefütterten Tiere — vorwiegend bei den älteren der untersuchten Individuen — eine vollständige Umwandlung der Eiweisszellen bewirkt. Es besteht die Möglichkeit, dass durch die fehlende Futteraufnahme in den ersten Tagen zwischen dem Schwinden der vor dem Schlüpfen aufgenommenen Eiweisstoffe und der Aufnahme von neuen eine Lücke in der Eiweissversorgung entsteht, die eine Weiterentwicklung der Eiweisszellen zur Folge hat. Es mag dies für Tiere zutreffen, die bereits am 12., bzw. am 17. Postembryonaltag Granulastrukturen zeigten. Weiterhin ist denkbar, dass die Ausdifferenzierung des Mitteldarmdrüsenepithels bei älteren Individuen sich mit der später weniger intensiven Nahrungsaufnahme erklären lässt. Möglicherweise wirken sich die künstlichen Lebensbedingungen auf die Länge ungünstig auf das Befinden der Tiere aus, die nach den ersten Wochen der Eiweissernährung auch kein Wachstum mehr zeigen.

Die Fütterungsversuche stützen überdies die Angaben, die in einem früheren Abschnitt über die Natur und Funktion der gelbbraunen Einschlüsse der SR- und Kalkzellen gemacht wurden. Dass allein ihr Entstehen von einer Grünfutteraufnahme abhängig ist, und sie sowohl bei den ungefütterten als auch bei den mit Eiweiss gefütterten Tieren ausbleiben, weist ebenfalls darauf hin, dass sie Exkretstoffe der definitiven, adulten Ernährungsart darstellen.

IV. VERGLEICH MIT ARIONIDEN

Als weitere stylommatophore Nacktschneckenformen wurden zwei Arten aus der Familie der Arioniden (*Arion rufus* L., *Arion subfuscus* Drap.) in die Untersuchung mit einbezogen. Im Bau des Embryos zeigt sich bei ihnen eine weitgehende Übereinstimmung mit den Limaciden. In der Entwicklung des Mitteldarmsystemes ergeben sich jedoch einige Abweichungen von den bei *Deroceras* geschilderten Verhältnissen.

A. Lage und Ausdehnung der Mitteldarmorgane

Während der ersten Embryonalzeit besteht bei den Arioniden gleichfalls ein weit am Körper vorragender Eiweissack, der ohne deutliche Grenze in den linken Teil der späteren Mitteldarmdrüse übergeht.

Die Mitteldarmdrüse des adulten Tieres setzt sich bei den Arioniden ebenfalls aus zwei getrennten Abschnitten zusammen. Die topographischen Verhältnisse weichen jedoch vor allem während der Embryonalzeit in auffälliger Weise von den bei *Deroceras* gefundenen ab. Der mit dem Eiweissack in Verbindung stehende, dem linken Abschnitt der Limaciden entsprechende Lappen ist in der Entwicklungsperiode sehr gross. Er nimmt in der späteren Embryonalzeit nahezu den ganzen Fuss ein. Der zweite, rechte Mitteldarmdrüsenanteil bleibt während der ganzen Embryonalperiode klein. Er liegt in der vorderen Hälfte des Fusses über dem weit dorsal gelegenen Magen (Abb. 23). Zwischen seinen Lappen eingebettet enthält er die Darmschlingen. Gegen den Schlüpfmoment zu dehnt er sich links vom Magen nach ventral ziehend noch etwas weiter aus.

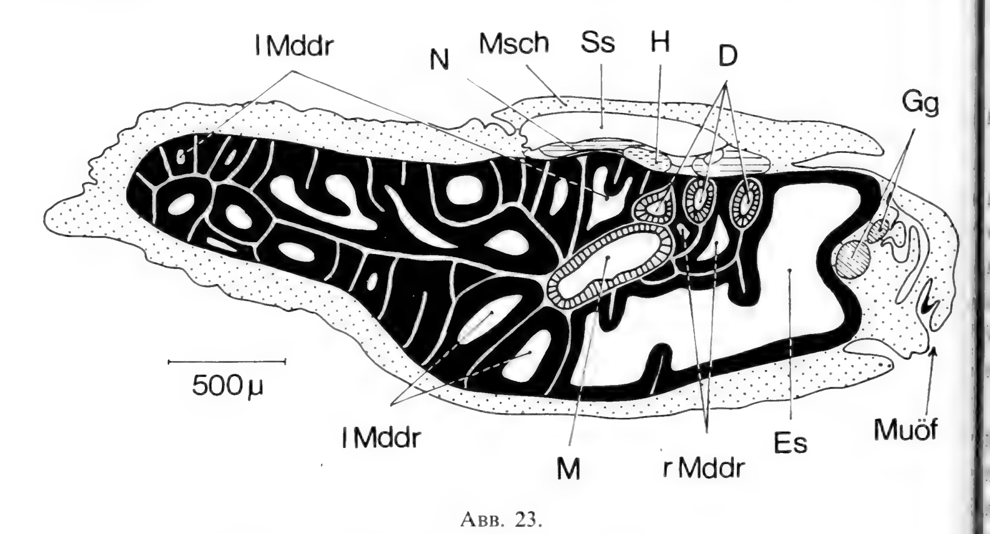


Abb. 23.

Arion subfuscus, zweiter Postembryonaltag, Sagittalschnitt.

In der letzten Phase der Embryonalzeit wird das Eiweissorgan ins Körperinnere eingezogen. Im Unterschied zu *Deroceras*, wo der Eiweissack zeitweilig dem Magen aufliegt, schiebt er sich ventral vom Magen, zwischen dem rechtsgelegenen Oesophag und dem kleinen Mitteldarmdrüsenabschnitt vorbei gegen innen vor. Die Verlagerung ist auch bei den Arioniden im Schlüpfmoment nicht abgeschlossen. Der Sack dehnt sich unmittelbar hinter der Ganglienmasse noch bis gegen die Dorsalseite aus (Abb. 23).

Gleichzeitig mit dem Eiweissack weicht im Laufe der ersten Postembryonaltage auch der mächtige linke Mitteldarmdrüsenabschnitt aus dem vorderen Teil des Fusses zurück. Er nimmt in seiner endgültigen Lage zusammen mit dem früheren Sackteil, der ganz in die Mitteldarmdrüse übergeht, noch die hintere

Körperhälfte ein. In der vorderen Partie dehnt sich nach dem Weichen dieser Teile der bis dahin kleine Mitteldarmdrüsenabschnitt stark aus. Er füllt zusammen mit den sich gleichfalls erweiternden Darmschleifen die vordere linke Hälfte des Fusses aus und setzt sich dorsal und ventral vom Magen gegen rechts fort.

Auch der Magen, der bis in die erste Postembryonalzeit hinein auffällig klein und dorsal gelegen bleibt, erweitert sich nach den erwähnten Umlagerungen zu seiner vollen Grösse. Er stellt in seiner definitiven Ausbildung einen weiten Sack dar, der sich in der ganzen rechten vorderen Körperhälfte und über sie hinaus nach links ausdehnt.

B. Histologie

1. Mitteldarmdrüse

a) *Embryonale Periode*

Während der Embryonalperiode entstehen in den beiden Mitteldarmdrüsenabschnitten wie bei den Limaciden in einem Teil der Zellen grosse Eiweissvakuolen. Der Grad der Vakuolisierung ist bei den Arioniden sowohl in bezug auf die Grösse der einzelnen Vakuolen als auch auf die Anzahl der zur Eiweissverdauung differenzierten Zellen höher als bei den Limaciden. Die Kerne der Vakuolenzellen sind auch hier sehr stark abgeflacht. Sie sind mehrheitlich gegen den Apex vorgerückt und liegen an einer Längsseite der Zelle.

Zellen ohne Vakuolen sind weniger häufig als bei Deroceras. Bei den zwischen den Eiweisszellen gelegenen unvakuolisierten Zellen handelt es sich auch hier entweder um kleine Zellen, die keinerlei Differenzierung zeigen oder um Zellen mit einem stark vergrösserten Kern, aus denen später die ersten Kalkzellen hervorgehen. Oft sind über grössere Strecken alle Zellen zu Eiweisszellen differenziert.

Frühzeitig setzt bei den Arioniden die follikuläre Gliederung des Organes ein. Sie ist bereits vor Beginn der Eiweissackverlagerung angedeutet und bis zum Schlüpfmoment schon weit fortgeschritten (Abb. 23). Die Follikel liegen dicht nebeneinander, sodass grössere Lumina relativ selten zu treffen sind. Eine Ausnahme macht der frühere Sackabschnitt, bei dem die Zellen weiterhin um einen grösseren Raum angeordnet sind. Durch die starke Vergrösserung der epithelialen Fläche wird die Ausbildung einer viel höheren Zahl von Eiweisszellen ermöglicht als vergleichsweise bei *Deroceras*. Da Magen und Darm, wie erwähnt wurde, beim Schlüpfen noch klein sind, und die Ausbildung der Geschlechtsorgane, die sich später gleichfalls im Fuss ausdehnen, noch nicht eingesetzt hat, enthält der Fuss über grössere Strecken im Schlüpfmoment eine nahezu kompakte Masse von Eiweisszellen.

b) *Postembryonale Periode*

Die Umwandlung zum adulten Epithel erfolgt in der Postembryonalzeit und zieht sich über eine längere Zeitspanne hin. Der Umfang der grossen Eiweissvakuolen wird allmählich reduziert. Die Kerne der Eiweisszellen sind wieder häufiger kugelig und liegen vielfach innerhalb einer grösseren Plasmazone. Gleichzeitig setzt eine starke Zellvermehrung ein. Sie geht einesteils von den Kernnestern aus, wo es anscheinend die undifferenziert gebliebenen Zellen sind, die laufend neue Zellen entstehen lassen. Anderseits lässt sich aus der Lage mancher Mitosefiguren vermuten, dass auch hier, gleich wie bei *Deroceras*, wo eindeutigere Verhältnisse vorliegen, die Kerne der Eiweisszellen nach ihrer Rückverwandlung wieder zur Teilung befähigt sind. Mitosen der Eiweisszellkerne erklären möglicherweise die häufigen, zwischen den Vakuolenzellen gelegenen Zellnester, die sehr bald schon viel zahlreicher sind, als es die undifferenziert gebliebenen Zellen im Schlüpfmoment anscheinend waren. In einzelnen Vakuolenzellen, denen Gruppen von neuentstandenen Zellen anliegen, lassen sich keine typischen Eiweisszellkerne mehr nachweisen. Es mag dies gleichfalls darauf hinweisen, dass der Kern sich zurückverwandelt und zur Entstehung von neuen Zellen beigetragen hat.

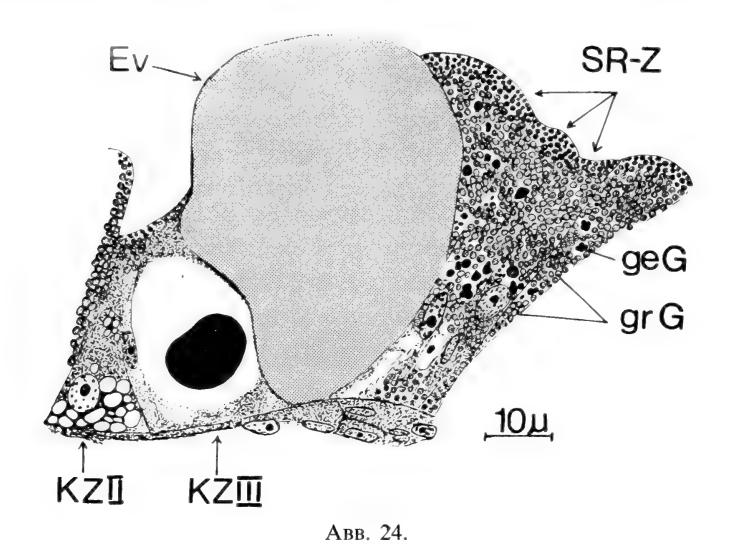


Abb. 24.

Ausschnitt aus dem Mitteldarmdrüsenepithel von *Arion subfuscus*, 13. Postembryonaltag. Restliche Eiweissvakuole zwischen den Adultelementen.
ge G: gelbe Granula, *gr G:* grüne Granula.

Ein Teil der neuentstehenden Zellen differenziert sich zu SR-Zellen, in denen sich sogleich die für diese Zellart typischen Granula ausbilden. Granulaenthaltende SR-Zellen liegen im kleineren Mitteldarmdrüsenabschnitt zum Teil bereits am Schlüpftag vor *(Arion rufus)*. Fast ebenso frühzeitig treten vereinzelt im Sta-

dium III der Kalkzellen gelbbraune Kugeln auf; die ersten liessen sich bereits am zweiten bis dritten Postembryonaltag finden *(Arion subfuscus)*.

Die Zellnester mit ihren bereits ausdifferenzierten Zellformen sind anfänglich als schmale Bezirke zwischen den Eiweisszellen gelegen. Sie breiten sich im Laufe der weiteren Entwicklung stark aus. Sie nehmen den Platz der Eiweisszellen ein, die sich mit der Grössenabnahme der Vakuole verkleinern und langsam zwischen den Adultelementen verschwinden. Im Unterschied zu den Limaciden wird die grosse Eiweissvakuole bei den Arioniden nicht durch kleinere Vakuolen ersetzt. Ob die der Vakuole zugehörenden Zellelemente weiterhin bestehen bleiben, liess sich nicht nachweisen. Eiweissvakuolen sind bei den Arioniden noch bis Ende der zweiten Postembryonalwoche im Mitteldarmdrüsenepithel anzutreffen. Die Adultelemente, die allmählich den Hauptanteil der Drüse ausmachen, liegen in allen Erscheinungsformen vor, längst bevor die letzten Vakuolenreste gewichen sind (Abb. 24). Wie aus dem Auftreten der verschiedenen Strukturen und Einschlüsse hervorgeht, haben sie ihre für die adulte Drüse typischen Funktionen voll aufgenommen.

c) *Entwicklungsunterschiede zwischen den Mitteldarmdrüsenabschnitten*

Auffällig sind die Unterschiede, die sich während der Entwicklung auch in der Struktur zwischen den beiden Mitteldarmdrüsenabschnitten ergeben. Im kleinen, rechten Abschnitt ist der Vakuolisierungsgrad wesentlich geringer. Die Eiweisszellen sind kleiner, die Zahl der unvakuolisiert gebliebenen Zellen ist im Vergleich zum ausgedehnteren Abschnitt hoch. Die indifferenten Zellen lassen anscheinend schon früh grössere Zellnester aus sich hervorgehen, in denen die Differenzierung bereits am Ende der Embryonalperiode einsetzt. Entsprechend der geringen Vakuolisierung und der frühzeitig einsetzenden Ausbildung der adulten Drüsenelementen liegt der rechte Abschnitt bereits nach den ersten Postembryonaltagen in der definitiven Form vor, während zur gleichen Zeit im hinteren (= linken) Abschnitt noch umfangreiche Eiweissvakuolen zu erkennen sind.

2. Eiweissack

Der Eiweissack stimmt in seinem Bau mit dem Eiweissorgan der Limaciden überein. Seine Riesenzellen enthalten ebenfalls neben wenigen sehr kleinen eine einzige grosse Vakuole. Die Kerne sind stark vergrössert und unregelmässig geformt.

Die Umwandlung des Eiweissackes zu einem Teil der adulten Mitteldarmdrüse vollzieht sich in gleicher Weise wie bei den übrigen vakuolentragenden Abschnitten. Die Vakuolen werden noch während der Embryonalzeit verkleinert, sodass im Schlüpfmoment neben vereinzelten grösseren, vorwiegend niedrige,

verschmälerte Zellen vorliegen. Ihre Herkunft aus den grossen Zellen des Eiweissorganes belegen die Kerne, die oft noch in unveränderter Grösse erhalten sind.

Zwischen den Vakuolenzellen treten auch hier in Gruppen vereinigt neuentstehende Zellen auf, die sich direkt in die Adultstruktur differenzieren. Beim Eiweissack fällt das Fehlen typischer Eiweisszellkerne bei Vakuolenzellen, die in der Nähe solcher Zellnester gelegen sind, besonders auf. Es ist zu vermuten, dass auch hier die Zellneubildung von der Kernteilungsaktivität der Eiweisszellkerne ausgeht.

3. Magen

Die definitive Struktur beginnt sich bereits beim noch wenig ausgedehnten Magen herauszubilden. Anzeichen einer Differenzierung zeichnen sich schon vor der Rücknahme des Eiweissackes ins Körperinnere ab. Distal vom Kern, der der Zellbasis anliegt, entsteht eine Vakuole, die bald die apikale Zellhälfte einnimmt. Sie färbt sich auf den Schnittpräparaten mit keinem der verwendeten Farbstoffe an. Beim schlüpfreifen Tier ist das Magenepithel ausdifferenziert und zeigt den für *Deroceras* geschilderten Bau. Nach den ersten Postembryonaltagen können neben Partien, bei denen die Zellen die für das vollentwickelte Organ typische unterschiedliche Höhe zeigen, kleinere oder grössere Abschnitte aus einem kubischen Epithel bestehen. Diese Erscheinung steht möglicherweise in Zusammenhang mit der starken Erweiterung des Magens, der in diesem Zeitpunkt seine volle Ausdehnung erlangt.

4. Futteraufnahme

Bei den Arioniden setzt die Futteraufnahme schon bald nach dem Schlüpfen ein. Von einer grösseren Anzahl Tiere nahmen etwas weniger als die Hälfte am ersten Postembryonaltag Grünfutter zu sich (35 von 79); am zweiten Tag waren es bereits zwei Drittel (78 von 118). Vom dritten Tag an lässt sich nur noch bei wenigen einzelnen Tieren keine Futteraufnahme feststellen.

Die regelmässige Futteraufnahme beginnt somit längst bevor die grossen Eiweissvakuolen aus dem Mitteldarmdrüsenepithel verschwunden sind. Der frühzeitige Fressbeginn erklärt auch das baldige Auftreten der gelbbraunen Kalkzelleneinschlüsse.

V. DISKUSSION

Bei den untersuchten Arten der Limaciden und Arioniden erfolgt die Verarbeitung der im Ei enthaltenen Eiweisstoffe in den Abschnitten der späteren Mitteldarmdrüse. Es werden keine besonderen, nur für die embryonale Ernäh-

rung bestimmte transitorische Organe angelegt, die später mit dem Nahrungswechsel wieder verschwinden. Das Eiweiss wird mit Hilfe von transitorischen Strukturen verarbeitet, die als erste Differenzierungen in späteren Adultorganen entstehen. Ein Teil der im Epithel der Mitteldarmdrüsenabschnitte gelegenen Zellen differenziert sich für die Eiweissverdauung und erlangt erst in der Postembryonalzeit nach ausgedehnten Umwandlungsvorgängen die definitive Struktur.

Es fällt auf, dass die einzelnen Mitteldarmdrüsenteile zu verschiedenen Zeitpunkten und in unterschiedlichem Mass in die Eiweissverarbeitung mit einbezogen werden. Die Eiweissvakuolen erreichen ihre höchste Ausbildungsstufe nicht in allen Abschnitten auf dem gleichen Stadium der Embryonalentwicklung. Diese zeitlichen und strukturellen Unterschiede in der Entwicklung der vakuolisierten Mitteldarmabschnitte scheinen mit der Ausformung der Schneckengestalt in Zusammenhang zu stehen.

Die ersten Eiweisszellen, die in nur geringer Anzahl den Embryo mit Nährstoffen versorgen, sind in einer extremeren Weise als die später folgenden für die transitorische Funktion differenziert. Der Mitteldarmabschnitt, der diese ersten vakuolisierten Zellen enthält, wird gegen die Aussenseite des Embryos verlagert, wo er sich unabhängig von der noch geringen Grösse des Tieres zu einem gewaltigen Sack ausweiten kann, der den restlichen Teil des Keimes in seiner Ausdehnung übertrifft. Neben dem verdauenden Mitteldarmepithel enthält die am Körper vorragende Partie zwei weitere für das embryonale Leben wichtige Organe, die Urniere und die Kopfblase. Durch die besondere Lage des Eiweissorganes werden die übrigen Abschnitte des Embryos von der Masse des aufgenommenen Eiweisses nicht berührt, sodass die Organbildung im Körperinneren ungestört von der Nährstoffverarbeitung ablaufen kann. Es betrifft dies vor allem die Entwicklung des übrigen Mitteldarmbereiches, der sich schon früh in Magen, Darm und Mitteldarmdrüsenteile gliedert. Diese Abschnitte werden entweder überhaupt nicht oder erst in der zweiten Hälfte der Embryonalzeit in ihrer Struktur von der Eiweissernährung beeinflusst.

Der Eiweissack wird erst gegen den Schlüpfmoment zu, nachdem sich der Embryo stark vergrössert hat, wieder ins Körperinnere zurückgenommen. Gleichzeitig dehnen sich die bis dahin nur schwach vakuolisierten übrigen Mitteldarmdrüsenabschnitte im erweiterten Fuss zu ihrer vollen Grösse aus. Sie lösen anscheinend das Eiweissorgan, dessen Zellen während der Verlagerung in der Grösse stark reduziert werden, in der Funktion ab. In diesen Abschnitten wird der Höhepunkt der Vakuolenbildung erst am Ende der Embryonalperiode erreicht. Die Masse des im Körper gelegenen Eiweisses ist im Schlüpfmoment am grössten.

Es ist demnach nicht richtig, wenn CARRICK (1939) schreibt, dass die Nährmasse, in welche der Embryo eingebettet liegt, nicht grösser ist, als wie sie bis

zum Schlüpfen gebraucht wird. Die im Ei enthaltenen Nährstoffe werden zwar bis zum Schlüpfmoment vollständig vom Embryo aufgenommen, sie sind jedoch längst nicht gänzlich verarbeitet, sondern dienen in den ersten Postembryonaltagen auch dem Jungtier noch als Nahrungsquelle.

Auffällig ist, dass die beiden Nacktschneckenfamilien den für die erste Postembryonalzeit bestimmten Eiweissvorrat in unterschiedlicher Weise im Körper einlagern. Bei den Arioniden wird die Nährmasse fast ausschliesslich intracellulär in den Eiweisszellen der Mitteldarmdrüsenabschnitte gespeichert. Der in den meist engen Lumina enthaltene Anteil ist gering. Bei den Limaciden dagegen ist das Eiweiss vorwiegend in Hohlräumen des Mitteldarmes gelegen. In beiden Fällen zeigt sich bei den eiweissenthaltenden Abschnitten die Tendenz, das Speichervermögen zu erhöhen. Der verschiedenen Einlagerungsart entsprechend, geschieht dies bei den beiden Familien in entgegengesetzter Weise. Durch eine frühzeitig einsetzende, starke follikuläre Gliederung wird bei den Arioniden die Oberfläche des Mitteldarmdrüsenepithels und damit auch die Zahl der Eiweisszellen vergrössert. Im Gegensatz dazu bleibt bei den Limaciden die follikuläre Gliederung aus *(Deroceras)* oder ist nur schwach ausgeprägt *(Limax)*. In den Mitteldarmdrüsenabschnitten, zu denen der weit gedehnte Magen noch als Eiweisspeicher hinzukommt, sind dadurch grosse, mit Eiweiss angefüllte Räume enthalten.

Auf die unterschiedliche Einlagerung der Eiweisstoffe lassen sich mehrere Verschiedenheiten zurückführen, die in der Entwicklung des Mitteldarmes zwischen den beiden Nacktschneckenfamilien auftreten.

Die Eiweissaufnahme durch die Zellen der Mitteldarmdrüse ist bei den Arioniden im Schlüpfmoment zur Hauptsache abgeschlossen. Die weitere Eiweissverarbeitung besteht noch weitgehend in einem Abbau der in den Zellen angehäuften Stoffe, der sich in der allmählichen Verkleinerung der Vakuolen äussert. Bei den Limaciden dagegen geht die Eiweissresorption des Mitteldarmdrüsenepithels solange weiter, bis die letzten, in den Lumina gelagerten Eiweissstoffe von den Zellen aufgenommen sind. An dieser weiteren Eiweissaufnahme beteiligen sich auch die neuentstehenden Zellen, die entsprechend der gleichen Arbeit, auch eine mit den ehemaligen Eiweisszellen übereinstimmende Struktur annehmen. Die Umwandlung in die definitive Form der SR-Zellen vollzieht sich bei allen eiweissverarbeitenden Zellen mehr oder weniger gleichzeitig; transitorische und definitive Strukturen der Mitteldarmdrüse folgen sich. Anders verhalten sich die Arioniden, bei denen die neugebildeten SR-Zellen kein Eiweiss mehr aufzunehmen haben und dementsprechend sogleich die für die ausdifferenzierte Drüse charakteristischen Granula ausbilden. Da die grossen Eiweissvakuolen hier langsam abgebaut werden, kommt es im Gegensatz zu den Limaciden während längerer Zeit zu einem Nebeneinanderbestehen der transitorischen und der bald schon voll tätigen adulten Drüsenelementen.

Auch die Unterschiede, die sich in der Magenentwicklung zwischen den beiden Gruppen ergeben, lassen sich mit der verschiedenen Eiweisspeicherung in Zusammenhang bringen. Bei den Arioniden entspricht der starken Entfaltung der vakuolisierten Mitteldarmdrüsenabschnitten ein starkes Zurückbleiben der Entwicklung des Magens. Der Magen bleibt während der ganzen Embryonalperiode sehr klein und wächst erst im Laufe der frühen Postembryonalzeit parallel zur Verkleinerung der Eiweissvakuolen zu seiner endgültigen Grösse heran. Anders liegen die Verhältnisse bei den Limaciden, wo der anfänglich gleichfalls relativ kleine Magenabschnitt gegen den Schlüpfmoment zur Eiweisspeicherung mit herangezogen wird und sich noch während der Embryonalphase zu gewaltiger Grösse ausdehnt. Entsprechende Unterschiede lassen sich in der Entwicklung der Magenstruktur nachweisen. Bei den Limaciden verharrt das Epithel bis gegen den Schlüpfmoment auf dem embryonalen Zustand. Unter dem Einfluss der transitorischen Speicherfunktion des Magens wandelt es sich zu einem Plattenepithel um. Die definitive Struktur bildet sich erst nach den ersten Postembryonaltagen aus. Bei den Arioniden dagegen, wo sich aus der epithelialen Struktur keine Beteiligung des Magens an der Speicherung und Verarbeitung der Eiweisstoffe ersehen lässt, nehmen die Zellen schon frühzeitig ihren definitiven Bau an.

Die Abweichung, die sich im Bezug auf den Zeitpunkt der ersten Futteraufnahme zwischen Limaciden und Arioniden ergibt, ist zwar gering, sie scheint aber gleichfalls für die unterschiedliche Art der Eiweisseinlagerung bezeichnend zu sein. Im Falle der Arioniden setzt trotz der Grösse der in den Zellen der Mitteldarmdrüse enthaltenen Eiweissmasse die Futteraufnahme bald nach dem Schlüpfen ein. Der prall mit Eiweiss gefüllte Magen der Limaciden dagegen hemmt anscheinend anfänglich eine Grünfutteraufnahme; sie tritt erst ein, wenn die in den Hohlräumen der Mitteldarmorgane eingelagerten Nährstoffe weitgehend verarbeitet sind. Der Zeitpunkt der ersten Futteraufnahme scheint somit nicht von der Quantität des noch im Jungtier eingelagerten Eiweisses, sondern vom Orte seiner Speicherung abhängig zu sein.

Die gegenüber den Limacidenformen verlängerte Embryonalzeit der Arioniden lässt sich dagegen nicht mit der vermehrten intracellulären Einlagerung des Eiweisses in Zusammenhang bringen. Bereits die frühesten Entwicklungsschritte laufen bei *Arion* langsamer ab (auch Chétail, 1963).

Bei beiden Familien scheint die Eiweissernährung eine Verzögerung in der Ausdifferenzierung des Darmabschnittes zu bewirken. Aus dem späten Auftreten der Analöffnung lässt sich schliessen, dass dem Darm während der Embryonalzeit noch keine wesentliche funktionale Bedeutung zukommt.

Die Buccalregion bleibt bei den Nacktschnecken weitgehend unbeeinflusst von der Eiweissaufnahme. Obwohl die Mundwerkzeuge erst im Schlüpfmoment gebraucht werden, setzt die Ausbildung der Radulatasche und die Absonderung der ersten Zähne schon früh ein. Im Unterschied dazu wird bei manchen Proso-

branchierarten *(Buccinum, Murex, Nucella, Fusus, Philbertia)*, die in ähnlicher Weise während der Embryonalperiode intensiv Eiweiss- oder Dottermaterial aufnehmen, die Entwicklung der Mundregion stark verzögert (PORTMANN, 1925, 1955, 1965; FIORONI, 1965, 1966).

PORTMANN und FIORONI haben in verschiedenen Arbeiten über die Ontogenese von Prosobranchiern hervorgehoben, dass durch die Aufnahme von extraembryonalen Nährstoffen die Entwicklung des Mitteldarmsystemes stark abgeändert, die Ausbildung einzelner Organe verzögert und die definitive Ausgestaltung der Mitteldarmdrüse gehemmt wird. Dies gilt gleichermassen auch für die hier untersuchten Pulmonatenarten.

Die Stylommatophora stimmen insofern mit den Prosobranchierarten, die während der Embryonalperiode Nährstoffe in Form von Eiweiss oder Dotter entweder eingelagert haben oder aufnehmen, überein, als bei beiden Gruppen die späteren Mitteldarmdrüsenabschnitte zur Verarbeitung dieser Nährmassen umgebildet werden (Ausnahmen: *Achatina* nach GHOSE unter den Stylommatophora und *Pomatias* nach CREEK unter den Prosobranchiern).

Auffallend sind dagegen die schon in früheren Abschnitten mehrfach erwähnten Unterschiede, die sich innerhalb der Pulmonaten selbst, zwischen den von BLOCH (1938) untersuchten Basommatophoraarten *(Lymnaea* und *Planorbis)* und den hier beschriebenen stylommatophoren Nacktschnecken zeigen. Bei den Wasserpulmonaten wird nach den Angaben von BLOCH für die Eiweissernährung ein besonderes Organ angelegt, das sich im adulten Organismus nicht mehr findet. Im Unterschied zu den Arioniden und Limaciden wird die Verdauungsarbeit bei Embryo und Adulttier nicht durch das gleiche Epithel geleistet. Mitteldarmdrüse und Magen entwickeln direkt die für das adulte Tier typische Struktur. Die Zellen der Mitteldarmdrüse werden nur insofern von der transitorischen Ernährung betroffen, als sie in der frühen Postembryonalzeit als erste Nahrung die Reste des in ihrem Lumen zerfallenden Eiweissackes zu verdauen haben (BLOCH). Damit kommt bei diesen Formen — im Gegensatz zu den stylommatophoren Nacktschnecken, wo das reduzierte Eiweissorgan neben den übrigen eiweissverdauenden und-speichernden Abschnitten kaum mehr von Bedeutung ist — dem Eiweissack auch nach dem Schlüpfen noch als alleinige Nahrungsquelle eine wesentliche Funktion zu.

Offen bleibt die Frage, ob es sich beim Eiweissack der beiden Pulmonatengruppen um homologe Bildungen handelt, die sich in verschiedenen Richtungen entwickelt haben, sodass nun das Organ bei den Landformen Beziehungen zur Mitteldarmdrüse zeigt, während es bei den Wasserpulmonaten resorbiert wird; oder aber, ob sie analoge Strukturen darstellen, indem im Falle der Basommatophora zur Eiweissverarbeitung ein spezielles Nährorgan ausgebildet wird, während bei den Stylommatophora ein in extremer Weise umgestalteter Mitteldarmdrüsenlappen diese Funktion übernimmt.

Da in der einzigen neueren Arbeit über die Entwicklung einer schalentragenden Stylommatophorenart (GHOSE, 1962, *Achatina)* gleichfalls ein vollständiges Atrophieren des Eiweissorganes beschrieben wird, stellt sich weiterhin die Frage, ob das Schicksal des Eiweissackes zwischen Formen mit und solchen ohne Gehäuse ein unterschiedliches ist.

Die wenigen Befunde, die sich an *Helix* — die ein sehr schwieriges Schnittmaterial darstellt — ergaben, lassen es jedoch als wahrscheinlich erscheinen, dass sich bei dieser Art die Entwicklung der Mitteldarmorgane in einer den stylommatophoren Nacktschnecken entsprechender Weise vollzieht. Der Eiweissack, der sich auch bei dieser Form mit einem allmählichen Übergang erst in den Magen und später in einen Abschnitt der Mitteldarmdrüse fortsetzt, scheint gleichfalls zu einem Teil der späteren Mitteldarmdrüse umgebaut zu werden. Die beiden übrigen, vermutlich aus Magendivertikeln hervorgehenden Abschnitte der Mitteldarmdrüse enthalten ebenfalls Zellen mit grossen Eiweissvakuolen.

Nach CARRICK (1939) schlüpfen die Pulmonaten in der Adultform. Bei allen der sechs hier untersuchten Arten sind zwar die rein larvalen Organe im Schlüpfmoment verschwunden und das schlüpfreife Tier entspricht in seiner äusseren Gestalt der adulten Schnecke. Die Entwicklung der Mitteldarmorgane ist jedoch zu diesem Zeitpunkt noch nicht abgeschlossen. Bis zum Erreichen der definitiven Strukturen laufen in der Postembryonalzeit noch umfangreiche Umwandlungsprozesse ab. BLOCH führt bei den Basommatophora das unterschiedlich starke Fortlaufen der Differenzierungsvorgänge in die postembryonale Periode hinein auf ein Variieren des Schlüpfmomentes zurück. Für die Stylommatophora dürfte diese Erklärung nicht zutreffen. Einzelne der Umgestaltungen, wie die Umbildung des Magens zu einem Eiweisspeicher bei den Limaciden, scheinen gerade erst im Hinblick auf das Schlüpfen und die ersten postembryonalen Tage zu erfolgen, sodass die mit ihnen verbundenen Metamorphoseprozesse eindeutig der Postembryonalzeit angehören.

Es zeigt sich, dass sich bei der Entwicklung der Pulmonaten, die meist als eine direkte bezeichnet wird, grössere Metamorphoseprozesse abspielen, die zu einem Abbau der transitorischen Organe (Kopfblase, Podocyste, Urniere, Cilienwulst im Oesophag) und zu einem Umbau der Adultorgane mit transitorischer Funktion und Struktur führen. Auch BLOCH hebt hervor, dass die Basommatophora im Ei ein typisches Larvenstadium durchlaufen und ebenso weist LARAMBERGUE (1957) auf Metamorphosevorgänge in der Pulmonatenentwicklung hin. PORTMANN hat wiederholt betont, dass bei manchen Prosobranchiern die innerhalb von Eihüllen durchlaufene Ontogenese eine ebenso echte Larvenzeit darstellt wie die Periode des freien Veligers. Das gleiche gilt für die hier untersuchten Stylommatophoraarten; auch ihre Entwicklungsweise ist den Ontogenesetypen, die sich durch den Besitz einer Larvenphase auszeichnen, zuzuordnen. Die Unterschiede, die zwischen den Entwicklungsgängen von Basommatophora und

Stylommatophora auftreten, und die geringeren Abweichungen, die sich zwischen den Embryonen der Limaciden und Arioniden zeigen, weisen darauf hin, dass die Entwicklung bei den Pulmonaten nicht so einheitlich verläuft, wie zum Teil angegeben wird.

Zusammenfassung

Die Entwicklung des Mitteldarmsystems wird an der Limacidenform *Deroceras reticulatum* ausführlicher dargestellt. Zum Vergleich werden Arten aus der Familie der Arioniden in die Schilderung einbezogen. Es werden besonders die zur transitorischen Eiweissverdauung differenzierten Abschnitte und ihre Umwandlung in die adulte Struktur beschrieben.

Bei den Limaciden und Arioniden erfolgt die Eiweissverdauung in der frühen Embryonalzeit in dem aus einem Abschnitt des Urdarmes hervorgegangenen Eiweissack, der anfänglich weit am Körper vorragt. Er wird gegen Ende der Embryonalperiode ins Körperinnere zurückgenommen und in der ersten Postembryonalzeit bei beiden Familien zu einem Mitteldarmdrüsenteil umgebaut.

In der zweiten Hälfte der Embryonalperiode und in der ersten Postembryonalzeit werden die Eiweisstoffe zur Hauptsache in den beiden Säcken der späteren Mitteldarmdrüse verarbeitet. Ein Teil ihrer Zellen nimmt einen transitorischen, den Eiweisszellen des Sackes entsprechenden Bau an. Die definitive Struktur des Mitteldarmdrüsenepithels bildet sich erst nach den ersten Postembryonaltagen aus.

Kurz vor dem Schlüpfen nimmt der Embryo den Rest des noch im Ei enthaltenen Eiweisses auf, das bei den beiden Nacktschneckenfamilien in unterschiedlicher Weise im Körper eingelagert wird: Bei den Limaciden vorwiegend extracellulär in den weiten Lumina der Mitteldarmdrüsenabschnitte und des stark gedehnten Magens; bei den Arioniden dagegen intrazellulär in den Eiweisszellen der stark gegliederten Mitteldarmdrüse.

Auf die unterschiedliche Art der Eiweisseinlagerung lassen sich Verschiedenheiten zurückführen, die beim Umbau der transitorischen zu den definitiven Mitteldarmdrüsenstrukturen und in der Entwicklung des Magens zwischen den beiden Familien auftreten.

Das Auftreten von larvalen Organen (Kopfblase, Podocyste, Urniere, Cilienwulst im Oesophag, Larvalherz *(Limax)*) und die Ausbildung transitorischer Strukturen im Mitteldarmbereich zeigen, dass auch bei der im Ei ablaufenden sog. direkten Entwicklung der Pulmonaten umfangreiche Metamorphoseprozesse auftreten.

Résumé

La présente étude donne une description de l'intestin moyen chez un Limacidé, *Deroceras reticulatum*. Pour comparaison, deux espèces de la famille de

Arionidés sont prises en considération. La structure des parties spéciales à la digestion transitoire de la masse albumineuse ainsi que leur transformation en l'état adulte, sont décrites en détail.

Pendant la première période embryonnaire, la résorption de l'albumine est effectuée dans la poche à albumine qui s'est formée à partir d'une zône de l'archenteron. Vers la fin de la vie embryonnaire, cet organe est ramené à l'intérieur du corps. Chez les deux familles, il est transformé au cours des premiers jours après l'éclosion et prend l'aspect typique de la glande hépatique.

Dans la seconde moitié de la période embryonnaire et dans la première phase postembryonnaire, l'albumine est résorbée surtout dans les deux poches de la glande hépatique dont les cellules présentent en grande partie une structure transitoire, correspondante à celle des cellules vacuolaires de la poche à albumine. La structure définitive de l'épithelium de la glande hépatique n'est atteinte qu'après les premiers jours de la vie libre.

Peu avant l'éclosion, l'embryon ingère le reste de l'albumine contenu dans l'œuf. Cette réserve alimentaire est accumulée d'une manière différente chez les représentants des deux familles en question: chez les Limacidés, elle se trouve surtout en dehors des cellules dans les cavités larges des deux poches de la glande hépatique et de l'estomac très étendu; chez les Arionidés, par contre, presque exclusivement dans les cellules vacuolaires de la glande hépatique fortement divisée en lobes.

Les différences entre les Limacidés et les Arionidés en ce qui concerne, d'une part, la transformation de la structure transitoire de l'épithelium de la glande hépatique en structure définitive, et, d'autre part, le développement de l'estomac, résultent de la manière diverse de l'accumulation de l'albumine.

La présence des organes purement larvaires (vésicule céphalique et pédieuse, rein larvaire, bourrelet cilié de l'œsophage, cœur larvaire *(Limax)*) et la formation des structures transitoires dans la région de l'intestin moyen montrent que le développement des Pulmonés qui est en général considéré comme direct, est accompagné de processus de métamorphose très étendus.

Summary

This paper presents the development of the midgut in one of the Limacidae, *Deroceras reticulatum*. For purposes of comparison specimens of the Arionidae are included in the description. The regions, which are differentiated for the transitory albumen digestion, and their transformation into the adult structure are especially described.

In the early embryonic period of the Limacidae and Arionidae the digestion of the albumen takes place in the albumen sac, which is formed from a part of the archenteron. Towards the end of embryonic life this sac is withdrawn

into the body. In both families it is transformed into a part of the digestive gland (liver) at the beginning of postembryonic life.

In the second half of the embryonic period and at the beginning of post embryonic life the resorption of albumen takes place mostly in the two sacs of the latter digestive gland. Some of their cells develop a transitory structure, resembling that of the cells of the albumen sac. The definitive structure of the epithelium of the digestive gland is only fully attained after the first few post-embryonic days.

Shortly before hatching, the embryo absorbs the rest of the albumen that is still contained in the egg. This albumen is stored in different ways in the body of the two families of slugs: in the Limacidae, this reserve lies mostly extracellularly in the wide lumen of the digestive gland and in the much dilated stomach; in the Arionidae, it is accumulated intracellularly in the albumen cells of the digestive gland, which is divided into numerous lobes.

Through the different ways of storing albumen varieties can be traced in the two families, which appear during transformation of the transitory to the definitive structure of the digestive gland and in the development of the stomach.

The occurrence of the larval organs (cephalic vesicle, podocyst, larval nephridia, ciliated band in the oesophagus, larval heart *(Limax)*) and the formation of transitory structures in the midgut show that there is a complicated metamorphosis even in the intracapsular, so called direct development of the Pulmonata.

LITERATURVERZEICHNIS

ABOLINS-KROGIS, A. 1965. *Electron microscope observations on calcium cells in the hepatopancreas of the snail Helix pomatia L.* Arkiv för Zoologi, *18*, 85-97.

BARFURTH, D. 1883. *Über den Bau und die Funktion der Gastropodenleber.* Arch. f. mikrosk. Anat., *22*, 473-524.

v. BENEDEN, P. J. und A. WINDISCHMANN. 1841. *Recherches sur l'embryogénie des Limaces.* Müller's Archiv f. Anat. u. Physiol., 176-195.

BIEDERMANN, W. und P. MORITZ. 1899. *Über die Funktion der sogenannten Leber der Mollusken.* Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., *75*, 1-86.

BILLETT, F. und S. MCGEE-RUSSEL. 1955. *The histochemical localisation of β-Glucuronidase in the digestive gland of the roman snail Helix pomatia.* Quart. J. micr. Sci., *96*, 35-48.

BLOCH, S. 1938. *Beitrag zur Kenntnis der Ontogenese von Süsswasserpulmonaten mit besonderer Berücksichtigung der Mitteldarmdrüse.* Rev. Suisse de Zool., *45*, 157-220.

BROCK, J. 1886. *Die Entwicklung des Geschlechtsapparates der stylommatophoren Pulmonaten, nebst Bemerkungen über die Anatomie und Entwicklung einiger anderer Organsysteme.* Ztsch. f. wiss. Zool., *44*, 333-395.

Carrick, R. 1939. *The life-history and development of Agriolimax agrestis L.* Proc. Roy. Soc. Edinburgh, *59*, 563-597.

Chétail, M. 1963. *Etude de la régénération du tentacule oculaire chez un Arionidae (Arion rufus L.) et un Limacidae (Agriolimax agrestis).* Thèse, Paris.

Cuénot, L. 1899. *La fonction excrétrice du foie des Gastropodes pulmonés.* Arch. d. Zool. exp. et gén., *7*, 25-28.

Filhol, J. 1934. *Le chondriome dans les cellules cyanophiles de l'hépato-pancréas chez Agriolimax agrestis L.* Compt. rend. d. Soc. biol., *116*, 579-581.

— 1937. *La cellule hépatique d'absorption chez quelques Gastéropodes pulmonés.* Arch. d'Anat. Microsc., *33*, 55-107.

Fioroni, P. 1965a. *Zur embryonalen Entwicklung und zum Schlüpfzustand von zwei mediterranen Nassa-Arten.* Rev. suisse de Zool., *72*, 543-568.

— 1965b. *Zur embryonalen Entwicklung von Philbertia (Gastropoda, Prosobranchia, Conidae).* Verhandl. Naturf. Ges. Basel, *76*, 207-219.

— 1966. *Zur Morphologie und Embryogenese des Darmtraktes und der transitorischen Organe bei Prosobranchiern (Mollusca, Gastropoda).* Rev. suisse de Zool., *73*, 621-876.

Fol, H. 1880. *Sur le développement des Gastéropodes pulmonés.* Arch. d. Zool. exp. et gén., *8*, 103-222.

Frenzel. 1886. *Mikrographie der Mitteldarmdrüse (Leber) der Mollusken*, 1. Teil. Nova Acta d. kgl. Leop.-Carol. Deutsch. Akad. d. Naturforsch., *48*, 85-196.

Fretter, V. 1952. *Experiments with P^{32} and I^{31} on species of Helix, Arion and Agriolimax.* Quart. J. Microsc. Sc., *93*, 133-146.

Gabe and Arvy. 1961. In: The Cell. Academic Press, New York and London.

Gegenbaur, C. 1851. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Landgastropoden.* Ztsch. f. wiss. Zool., *3*, 371-415.

Ghose, K. C. 1962. *Origin and development of the digestive system of the giant land snail Achatina fulica Bowdich.* Proc. Roy. Soc. Edinburgh, *68*, 186-207.

— 1962. *Embryogenesis and larval organs of the giant land snail Achatina fulica Bowdich.* Proc. Roy. Soc. Edinburgh, *68*, 237-260.

Graham, A. 1938. *The structure and function of the alimentary canal of Aeolid Molluscs, with a discussion on their nematocysts.* Proc. Roy. Soc. Edinburgh, *59*, 267-307.

Grundmann. 1964. *Allgemeine Cytologie*, Stuttgart.

v. Haffner, K. 1923. *Über den Darmkanal von Helix.* Ztschr. f. wiss. Zool., *121*, 126-169.

Hirsch, G. Chr. 1915. *Die Ernährungsbiologie fleischfressender Gastropoden.* I. Zool. Jb., *35*, 357.

— 1917. *Die Ernährungsbiologie fleischfressender Gastropoden II.* Zool. Jb., *36*, 199-230.

Hoffmann, W. 1902. *Über die Ernährung der Embryonen von Nassa mutabilis Lam.* Ztsch. f. wiss. Zool., *72*, 657-720.

Hörstadius, S. 1933. *Einige Untersuchungen über die Eiweissverdauung bei Gastropoden.* Biol. Zentralblatt, *53*, 645-650.

— G. und S. 1940. *Untersuchungen über die Eiweissverdauung in vivo und in vitro bei einigen Gastropoden.* Pubblic. Staz. Zool. Napoli, *18*, 151-249.

JORDAN, H. J. 1918. *Phagocytose und Resorption bei Helix pomatia*. Arch. néerl. Physiol., *2*, 471-476.

JOURDAIN, M. S. 1884. *Sur le développement du tube digestif des Limaciens*. Compt. rend. hepd. des séances de l'Acad. des sci., *98*, 1553-1556.

KOFOID, C. A. 1895. *The early development of Limax*. Bull. Mus. Comp. Zool. Cambridge, *27*, 33-118.

KRIJGSMAN, B. J. 1925. *Arbeitsrhythmus der Verdauungsdrüsen bei Helix pomatia*. I. Teil. Ztsch. f. vgl. Physiol., *2*, 264-297.

— 1929. *Arbeitsrhythmus der Verdauungsdrüsen bei Helix pomatia*. II. Teil. Ztsch. f. vgl. Physiol., *8*, 187-280.

KÜNKEL, K. 1916. *Zur Biologie der Lungenschnecken*, Heidelberg.

LARAMBERGUE, M. 1957. *Quelques aspects de la métamorphose chez les Gastéropodes*. Actes Soc. Linnéenne Bordeaux, *157*, 1-11.

MEISENHEIMER, J. 1896. *Entwicklungsgeschichte von Limax maximus*. I. Teil. Ztsch. f. wiss. Zool., *62*, 3-56.

— 1898. *Entwicklungsgeschichte von Limax maximus*. II. Teil. Ztsch. f. wiss. Zool., *63*, 573-664.

— 1912. *Die Weinbergschnecke*, Leipzig.

MIRSKY and OSAWA. 1961. In: The Cell. Academic Press, New York and London.

PECZENIK, O. 1925. *Über intrazelluläre Eiweissverdauung in der Mitteldarmdrüse von Limnaea*. Ztsch. f. vgl. Physiol., *2*, 215-225.

PORTMANN, A. 1925. *Der Einfluss der Nähreier auf die Larvenentwicklung von Buccinum und Purpura*. Ztsch. f. Morph. u. Oekol., *3*, 526-541.

— 1932. *Die Larvenmerkmale des Darmkanals von Fusus*. Verhandl. Schweiz. Nat. Ges., *113*, 387-389.

— 1955. *La métamorphose „abritée" de Fusus (Gast. Prosobranches)*. Rev. suisse de Zool., *62*, Suppl. 236-252.

— und E. SANDMEIER. 1965. *Die Entwicklung von Vorderdarm, Macromeren und Enddarm unter dem Einfluss von Nähreiern bei Buccinum, Murex und Nucella (Gast. Prosobr.)*. Rev. suisse de Zool., *72*, 187-204.

RABL, C. 1879. *Über die Entwicklung der Tellerschnecke*. Morphol. Jb., *5*, 562-660.

RAVEN, Ch. P. 1946. *The development of the egg of Limnaea stagnalis L. from the first cleavage till the trochophore stage, with special reference to its chemical embryology*. Arch. néerl. Zool., *7*, 353-434.

— 1958. *Morphogenesis: The analysis of molluscan development*. London/New York.

ROSEN, B. 1932. *Zur Verdauungsphysiologie der Gastropoden*. Zool. Bidrag Uppsala, 14.

— 1941. *Intracellulare Verdauung bei Helix pomatia*. Zool. Jb., *60*, 241-252.

ROSENBAUM, R. and B. DITZION. 1963. *Enzymic histochemistry of granular components in digestive gland cells of the roman snail Helix pomatia*. Biol. Bull., *124*, 211-224.

SCHMIDT, O. 1851. *Über die Entwicklung von Limax agrestis*. Müller's Arch. f. Anat. u. Physiol., 1851, 278-290.

SIMROTH, H. 1885. *Versuch einer Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken und ihrer europäischen Verwandten*. Ztsch. f. wiss. Zool., *42*, 203-366.

— und H. HOFFMANN. 1928. In: *Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs*, 3 Bd. Mollusca, Leipzig.

SUMNER, A. T. 1965. *The cytology and histochemistry of the digestive gland cells of Helix.* Quart. J. micr. Sci., *106*, 173-192.

— 1965. *Experiments on phagocytosis and lipid absorption in the alimentary system of Helix.* J. micr. Sci., *84*, 415-421.

— 1966. *The effect of drugs on secretion in the alimentary system of Helix aspersa.* Comp. Biochem. Phys., *18*, 951-956.

— 1966. *The fine structure of digestive-gland cells of Helix, Succinea and Testacella.* J. Roy. microsc. Soc., *85*, 181-192.

THIELE, G. 1953. *Vergleichende Untersuchungen über den Feinbau und die Funktion der Mitteldarmdrüse einheimischer Gastropoden.* Ztschr. f. Zellforsch., *38*, 87-138.

Verzeichnis der Abkürzungen in den Abbildungen

Bum	Buccalmasse
D	Darm
Es	Eiweissack
Esl	Eiweissacklumen
Ev, gr, kl	Eiweissvakuole, grosse bzw. kleine
Ew	Eiweiss
Ez	Eiweisszelle
Ezk	Eiweisszellkern
F	Fuss
Fdr	Fussdrüse
Gg	Ganglion
H	Herz
Kbl	Kopfblase
KZ I, II, III	Kalkzelle, Stadium I, II, III
M	Magen
Me	Magenepithel
Ml	Magenlumen
Mddr r, l	Mitteldarmdrüse, rechter bzw. linker Abschnitt
Msch	Mantelschild
Mul	Mundlappen
Muöf	Mundöffnung
N	Niere
Oe	Oesophag
P	Podocyste
Rt	Radulatasche
Rv	Randvakuole
SR-Z	Sekretions-Resorptionszelle
Ss	Schalensack
St	Statocyste
T	Tentakel
Ts	Tentakelscheide
Vddr	Vorderdarmdrüse

PUBLICATIONS

DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

En vente chez GEORG & Cie, libraires à Genève

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc.	1.	SARCODINÉS par E. PENARD	Fr. 12.—
	2.	PHYLLOPODES par Th. STINGELIN	12.—
	3.	ARAIGNÉES par R. DE LESSERT	42.—
	4.	ISOPODES par J. CARL	8.—
	5.	PSEUDOSCORPIONS par R. DE LESSERT	5.50
	6.	INFUSOIRES par E. ANDRÉ	18.—
	7.	OLIGOCHÈTES par E. PIGUET et K. BRETSCHER	18.—
	8.	COPÉPODES par M. THIÉBAUD	18.—
	9.	OPILIONS par R. DE LESSERT	11.—
	10.	SCORPIONS par R. DE LESSERT	3.50
	11.	ROTATEURS par E.-F. WEBER et G. MONTET	38.—
	12.	DÉCAPODES par J. CARL	11.—
	13.	ACANTHOCÉPHALES par E. ANDRÉ	11.—
	14.	GASTÉROTRICHES par G. MONTET	18.—
	15.	AMPHIPODES par J. CARL	12.—
	16.	HIRUDINÉES, BRANCHIOBDELLES et POLYCHÈTES par E. ANDRÉ	17.50
	17.	CESTODES par O. FUHRMANN	30.—
	18.	GASTÉROPODES par G. MERMOD	68.—

LES OISEAUX DU PORT DE GENÈVE EN HIVER

par F. de SCHAECK

Avec 46 figures dans le texte Fr. 6.—

En vente au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

CATALOGUE ILLUSTRÉ DE LA COLLECTION LAMARCK
APPARTENANT AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1re partie — FOSSILES — 1 vol. 4° avec 117 planches Fr. 300.—

COLLEMBOLENFAUNA EUROPAS von H. GISIN

312 Seiten, 554 Abbildungen Fr. 24.—

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 75 — FASCICULE 1

IMPRIMÉ EN SUISSE

BULLETIN-ANNEXE

DE LA

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

1968

ASSEMBLÉE GÉNÉRALE
de la Société suisse de Zoologie

Tenue à Neuchâtel les 27 et 28 avril 1968
sous la présidence du

Professeur J. G. Baer

SÉANCE ADMINISTRATIVE

Samedi 27 avril 1968, à 16 h. 15

à l'Institut de Zoologie de l'Université
(Grand auditoire)

Le président ouvre la séance en souhaitant la bienvenue aux membres présents.

I. Rapport du Président pour l'année 1967

Etat des membres.

A fin décembre 1967, la Société comptait 293 membres auxquels s'ajoutent 32 nouveaux. Il n'y a pas eu de démission, mais nous avons par contre à déplorer le décès de deux membres, les D^rs. H. Gisin et H. Faes. Aujourd'hui, nous avons reçu 29 candidatures et enregistrons une démission, celle du D^r P. Bopp de Bâle.

Activité scientifique.

L'assemblée annuelle s'est tenue les 8 et 9 avril 1967 à Bâle, sous la présidence du professeur E. Flückiger. Le conférencier invité fut le professeur K.S. Ludwig

(Bâle) qui parla « *Zur vergleichenden Histologie des Allantochorions* ». Il y eut en outre 29 communications scientifiques et trois présentations de films, dont une sur la vie des Termites qui suivit une visite nocturne du Jardin Zoologique. Il n'y a pas eu de séance de section à l'occasion de la réunion annuelle de la SHSN à Schaffhouse, cependant une communication a été présentée dans le cadre de la section d'Entomologie.

Revue suisse de Zoologie.

En 1967 est paru le tome 74, de 778 pages, soit 33 travaux dont 27 avaient été présentés à l'Assemblée annuelle à Bâle.

Subventions.

Le subside fédéral de Fr. 4500.— a été versé intégralement a la *Revue* et de ses propres fonds la Société a versé également à la *Revue* Fr. 750.— ainsi que Fr. 450.— respectivement à la Station ornithologique de Sempach et au Centre Suisse à Adiopodoumé.

Stations zoologiques de Naples et de Roscoff.

La table suisse à la Station Zoologique de Naples a été occupée du 6 au 15 mars par le professeur P. Matile et M.H. Zuber (Ecole Polytechnique de Zurich) qui ont fait des recherches biochimiques sur les Algues. M. Duri Rungger (Université de Zurich) a continué du 26 avril au 28 novembre ses études physiologiques et écologiques sur l'autotomie et la régénération du Cnidaire *Tubularia.* Le groupe de l'Université de Bâle, constitué par les Drs L. Schmekel, L. Navoni, MM. N. Schönenberger et Brüggemann, assistés par l'artiste Mlle J. Richter, a poursuivi pendant toute l'année ses recherches sur les Opisthobranches du Golfe de Naples. Une partie de ces chercheurs a occupé des tables de travail mises à disposition par la « Deutsche Forschungsgemeinschaft ».

La stalle auprès de la Station biologique de Roscoff n'a pas été utilisée par des chercheurs suisses, mais la direction du laboratoire a de nouveau bien voulu accueillir avec son obligeance habituelle plusieurs étudiants suisses qui ont participé aux Cours d'été de Roscoff.

A la fin de l'année 1967, le professeur A. Portmann (Bâle), atteint par la limite d'âge, a donné sa démission comme membre et président de la « Commission fédérale de la Station zoologique de Naples et de la Station biologique de Roscoff ». Les zoologistes suisses lui expriment leur gratitude et reconnaissance pour le dévouement avec lequel il s'est acquitté de ses fonctions. Le Conseil fédéral a nommé le professeur P. Tardent (Zurich) comme membre et président de la Commission qui, actuellement, est constituée par les professeurs J. G. Baer (Neu-

châtel), M. Fischberg (Genève), M. Lüscher (Berne), R. Matthey (Lausanne) et P. Tardent (Zurich).

Station ornithologique de Sempach.

On a bagué 63'380 Oiseaux en 1967. Une Mésange charbonnière, portant la bague E 344.346, a été désignée le millionième Oiseau bagué en Suisse. La hutte du Col de Bretolet est à la disposition des ornithologues romands, la Station ne poursuivant plus officiellement ses recherches là-bas.

Le Dr Schifferli a participé à la réunion de la « Deutsche Ornithologische Gesellschaft », à Helgoland où il a pu étudier les méthodes de capture des milliers de migrateurs attirés par le phare. Il a également assisté en tant qu'observateur à la réunion tenue à Morges du Bureau international de Recherches sur la Sauvagine, qui est présidé par notre collègue, le Dr Luc Hoffmann.

La colonie expérimentale de Cigognes à Altreu a été augmentée de 27 jeunes individus élevés avec succès. Il est intéressant de constater que les Cigognes de cette colonie n'ont manifesté aucun désir de migration malgré la présence de trois Cigognes « sauvages » qui s'étaient jointes à elles et qui, elles, sont parties en automne.

Centre Suisse à Adiopodoumé (Côte d'Ivoire).

En mars 1967, le nouveau directeur, M. Pierre Hunkeler, accompagné de sa femme, est entré en fonction. Le Centre a bénéficié d'un certain nombre d'appareils que le Fonds National avait mis a la disposition du professeur Ellenberg, soit un spectrophotomètre Beckman, deux balances Mettler, une étuve et un pH-mètre portatif. L'équipement a été complété par l'achat de deux microscopes stéréoscopiques Wild M.5 et M. 20 avec équipement pour la photographie et pour le dessin. M. Hunkeler a déjà obtenu d'intéressants résultats dans ses recherches sur les parasites des petits Mammifères. Mlle A.-M. Maeder (Neuchâtel) a séjourné durant trois mois à Adiopodoumé en vue d'y récolter des parasites de Batraciens et le Dr U. Bracco (Vevey) a poursuivi ses recherches sur la fermentation du cacao.

Parmi les visiteurs de marque, citons le professeur D.H.C. Happold de l'Université d'Ibadan, le professeur F. Bourlière (Paris), le professeur A. de Muralt (Berne) et le professeur E. Reichstein (Bâle).

Recherches scientifiques dans le Parc National.

Plusieurs membres de la Commission ont participé à la mise au point d'une exposition permanente sur les buts du Parc National et sur les recherches qui s'y effectuent. Cette exposition est installée dans la nouvelle Maison du Parc qui sera inaugurée, à Zernez, au mois de juin prochain. En raison du mauvais temps, cinq

zoologistes seulement ont poursuivi leurs recherches dans le Parc ainsi que dans la Basse-Engadine avec le groupe NADIG. Les inventaires faunistiques tirent à leur fin et déjà quelques travaux écologiques se préparent. Plusieurs publications sont sous presse et paraîtront dans le cours de 1968. A signaler, en particulier, l'étude consacrée par Schloeth au comportement du Cerf en ce qui concerne les phénomènes bien connus du « Fegen » et du « Schlagen ».

XVII^e Congrès international de Zoologie.

Ce congrès, qui sera en même temps le dernier, se tiendra en toute vraisemblance en 1971 en URSS, à Leningrad.

Le président:
J. G. Baer

2. Rapport du Trésorier

Bilanz 31.12.67

Aktive		*Passive*	
Kasse	62.70	*Saldo*	7.588.82
Postcheckkonto	1827.32		
Bank	5698.80		
	7588.82		7.588.82

Kapital am 31.12.66	6610.27
Kapitalvermehrung	978.55
Kapital am 31.12.67	7588.82

Gewinn- und Verlustrechnung 1967

Einnahmen :

Jahresbeiträge	2939.30
Bundessubvention	4500.—
Zinsen	139.—
	7578.30

Ausgaben :

Bundessubvention an Revue Suisse de Zoologie	4500.—
Subvention SZG an Revue Suisse de Zoologie	600.—
Subvention SZG an Vogelwarte Sempach	450.—
Subvention SZG an Forschungsstation Elfenbeinküste	450.—
Separatabzüge Revue Suisse de Zoologie	------
Spesen	599.75
Kapitalvermehrung *	978.55
	7578.30

* In der « Kapitalvermehrung » ist der Betrag für die Separatabzüge der Rev. Suisse Zool. enthalten, für welche noch nicht Rechnung gestellt worden ist. Im Budget ist hierfür ein Betrag von Fr. 750.— eingesetzt.

Der Kassier:
H. D. Volkart

3. Rapport des Vérificateurs des comptes

Die Unterzeichneten revidierten heute die Rechnung 1967 der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft. An Hand der vorgelegten Belege prüften wir die Buchführung und stellten volle Uebereinstimmung mit den im Kassabericht aufgeführten Angaben fest. Das Vermögen der Gesellschaft wurde uns mit Kasse, Kontobeleg und Bankbuch nachgewiesen.

Wir möchten deshalb der Generalversammlung beantragen, dem Kassier Entlastung zu erteilen, unter bester Verdankung der geleisteten Arbeit.

Basel, den 5. Januar 1968.

Die Rechnungsrevisoren:
H. Nüesch M. Reiff

L'assemblée accepte les comptes pour 1967 et en donne décharge au trésorier en le remerciant, ainsi que les vérificateurs des comptes, pour le travail accompli.

4. Budget pour 1968

Die Mitgliederbeiträge werden auf Fr. 14.— und Fr. 7.— belassen.

Einnahmen

Kapitalvermehrung 1967	978.55
Jahresbeiträge	2940.—
Bundessubvention	4500.—
Zinsen	140.—
	8558.55

Ausgaben

Bundessubvention an Revue Suisse de Zoologie	4500.—
Subvention SZG an Revue suisse de Zoologie	600.—
Subvention SZG an Vogelwarte Sempach	450.—
Subvention SZG an Forschungsstation Elfenbeinküste	450.—
Separatabzüge Revue suisse de Zoologie 1967	996.—
Separatabzüge Revue suisse de Zoologie 1968	1000.—
Spesen	562.55
	8558.55

Le budget est adopté sans discussion par l'Assemblée.

5. Admission de nouveaux membres

Les 37 nouveaux membres suivants ont été admis au sein de la S. S. Z.: M. Pierre Aubry, Le Noirmont; M. Charles Auroi, Bienne; M. Ronald Baumgartner, Berne; M. Walter Bruschweiler, Zurich; M^{lle} Hélène Bauer, Le Locle; M. Eric Beuret, Neuchâtel; M. Bernard Büttiker, Berne; D^{r} W. Büttiker, Bâle; M^{lle} Marianne Davoine, Neuchâtel; M. Peter Diehl, Bâle; M. Ernst Dober, Berne; Prof. D^{r} Hans Eppenberger, Neuchâtel; M^{lle} Michèle Gassmann, Neuchâtel; M. Jean-François Graf, Lausanne; M. Hans-Peter Hauri, Zurich; M. Hans Hirsiger, Pfaffnau; Prof. D^{r} B. Hörning, Berne; M. Rolf Immler, Bâle; M^{lle} Erica Jenni, Neuchâtel; M^{lle} Anne-Marie Klötzli, Berne; M^{lle} Anne-Marie Maeder, Neuchâtel; M. Jürg Marthy, Utrecht (The Netherlands); M^{lle} Loriana Mazzucchi, Berne; M. Jacques Morel, Nyon; M. Hans Moser, Zurich; M^{lle} Marie-Louise

Mullis, Berne; M. Heiner Niederer, Zurich; M. Hans-Rudolf Pauli, Berne; M. Jean-Claude Perriard, Berne; M[lle] Francine Probst, Neuchâtel; M. Konrad Rich, Bâle; M. Emil Steiner, Winterthur; M. Eduard Ulrich, Schaffhausen; D[r] Eric Wahl, Genève; M[lle] Irène Wandeler, Berne; M. Niklaus Weiss, Bâle; M[lle] Rita Wilhelm, Berne.

6. Election du nouveau comité

L'Assemblée élit par acclamations le nouveau comité pour 1968/69, dont la composition est la suivante:

Président:	Professeur R. Weber, Berne
Vice-président:	Professeur P. Tschumi, Berne
Secrétaire:	D[r] H. Sägesser, Berne

7. Election du trésorier et des vérificateurs des comptes

M. H.D. Volkart, trésorier, ainsi que MM. H. Nüesch et M. Reiff, vérificateurs, acceptent de prolonger leur mandat pour 1968.

8. Divers

M. Hadorn demande s'il serait possible de publier les communications faites par les membres de la Société suisse de Zoologie pendant les sessions de la Société helvétique des Sciences naturelles, afin de remédier à la désaffection des membres pour ces sessions. M. Binder rappelle qu'il avait été décidé depuis longtemps de publier ces communications dans le fascicule de la *Revue suisse de Zoologie* de l'Assemblée de l'année suivante. La discussion ayant porté sur le délai de publication qui en résulte, il a été résolu que la Rédaction de la *Revue* ferait d'autres propositions au comité, qui choisirait la plus opportune.

9. PROGRAMME DE L'ASSEMBLÉE

Communications scientifiques

Samedi 27 avril

9 h. 30:

Müller, F. (Bâle): Methodische Gesichtpunkte zum Studium der Evolution der Ontogenese Typen.

GEIGER, W., HUGGEL, H.J. & PERRET M.M. (Genève): Développement embryonnaire du cœur de la truite: Les tissus différenciés du cœur.

DE HALLER, G. (Genève): 1. Morphogénèse expérimentale chez les Ciliés: I. Effets d'une irradiation U.V. sur la genèse des trichocystes chez *Paramecium aurelia.*

MISLIN, H. (Mainz): Der Einfluss der Atemgase auf die autorhythmische Tätigkeit der Vena portae der weissen Maus.

STAMM, R.A. (Bâle): Zur Abwehr von Raubfeinden durch *Lobiger serradifalci* und *Oxynoe olivacea* (Moll. Gastr., Opisthobr.).

HAEFELFINGER, H.R. (Bâle): *Aporrhais pes-pelicani* (Pelikanfuss). Lokomotion. (Film).

HAEFELFINGER, H.R. (Bâle): Beiträge zur Systematik von *Aegires punctilucens* und *Aegires leuckarti.* (Mollusca, Opisthobranchiata).

MOSER, H., AZIMI, I. H. & SLATKINE, S. (Genève): Mise en culture des cellules et tissus de *Xenopus laevis* Daudin.

UEHLINGER, V. & BEAUCHEMIN, M. L. (Genève): L'œdème sous-cutané, œdema, (œ), une maladie héréditaire de la pré- et postmétamorphose chez le Batracien *Xenopus laevis.*

DROIN, A., REYNAUD, J. & UEHLINGER, V. (Genève): Folded Jaw (fj), une mutation létale récessive affectant le développement de la mâchoire chez *Xenopus laevis.*

AZIMI, I.H. & FISHBERG, M. (Genève): Incidence de l'apparition de la tumeur lymphoïde chez *Xenopus laevis* à la suite des greffes de tissus normaux et de tissus cancéreux.

BLACKLER, A. (Cornell University, Ithaca, USA): New Cases of the Oxford Nuclear Marker in the South African Clawed Toad. (Lu par M. FISHBERG).

HADORN, E., HURLIMANN, R., MINDEK, G., SCHUBIGER, G. & STAUB, M. (Zurich): Entwicklungsleistungen embryonaler Blasteme von Drosophila nach Kultur im Adultwirt.

MEYER-GRASSMANN, D. & SCHLATTER, C. (Zurich): Entwicklungsweise von *Lytta vesicatoria* (L.) (Col. Meloidæ) und Zeitpunkt der Cantharidinsynthese.

CHEN, P.S., KUBLI, E. & HANIMANN, F. (Zurich): Auftrennung der freien Ninhydrin-positiven Stoffe in *Phormia* und *Drosophila* mittels zwei dimensionaler Hochspannungselektrophorese.

GUENIN, H.A. (Lausanne): Le complexe axial et l'appariement des chromosomes méiotiques chez *Tenebrio molitor* L. (Col. Ten.) et chez *Tachycines asynomarus* Aden. (Orth. Tett.).

Fischer, J. & Rosin, S. (Berne): Einfluss von Licht und Temperatur auf die Schlüpf-Aktivität von *Chironomus nuditarsis* Str.

Bader, C. (Bâle): Vorläufige Resultate einer neuen jahreszeitlichen Untersuchung an Bachhydracarinen (Acari, Trombidiformes).

Wagner, G. (Zurich): Topographisch bedingte mehrgipflige und schiefe Kreisverteilungen beim Abflug verfrachteter Brieftauben.

Hirsiger, H. & Wagner, G. (Zurich): Vergleichende Untersuchung über die Orientierungsleistung von Jungen, einjährigen und mehrjährigen Brieftauben.

17 h. 30:

CONFÉRENCE PRINCIPALE

Betrachtungen über die Biologie der Tollwut

par le Dr Franz Steck, de l'Institut vétérinaire de l'Université de Berne

Dimanche 28 avril

8 h. 00:

De Haller, G. (Genève): 2. Morphogenèse expérimentale chez les Ciliés: II. Effets d'une irradiation U.V. sur la genèse des cils chez *Paramecium aurelia*.

Dober, E. (Berne): Die Wachstumsweise von Vorderbeinknospen von *Xenopus laevis*.

Rich, K. & Weber, R. (Berne): Der Metamorphoseerfolg bei kurzfristiger Thyroxinbehandlung von *Xenopus* Larven.

Matthey, R. (Lausanne): Polymorphisme chromosomique non-robertsonien chez des *Mus* indiens du groupe *booduga*.

Meylan, A. (Changins): Formules chromosomiques de quelques micromammifères nord-américains.

Nuesch, H. & Teutsch, Th. (Bâle): Die Entwicklung der Thoraxmuskeln von *Periplaneta* nach Durchtrennen einzelner Nerven. (Vorläufige Mitt.).

Horning, B. & Wandeler, A. (Berne): Der Lungenwurmbefall von Reh und Gemse in einigen Gebieten der Schweiz.

Vaucher, C. (Neuchâtel): *Collyricloides massanae* n. gen. n. sp. (Collyriclidæ), Trématode vivant dans les kystes de l'intestin du mulot *Apodemus flavicollis* (Melchior).

Scholl, A. (Berne) & Eppenberger, H.M. (Neuchâtel): Vergleichende Untersuchung der Kreatin-Kinase-Isoenzyme bei Vögeln.

Scheurer, R. & Luscher, M. (Berne): Nachweis der Synthese eines Dotterproteins unter dem Einfluss eines Hormons bei einer Schabe.

Gygax, P. (Bâle): Beitrag zur Kenntnis der Embryonalentwicklung der Giftdrüsen bei aglyphen Schlangen (*Natrix natrix*, *Natrix tessellata*).

De Haller, G. (Genève): 3. « Cytolysomes » chez *Paramecium aurelia* après un traitement au Tellure.

Le samedi soir, un repas offert par l'Etat de Neuchâtel a réuni une quarantaine de convives, tandis que le dimanche, une vingtaine de participants seulement ont pris part à un déjeuner en commun.

Le comité annuel:

J. G. Baer, président.

C. Vaucher, vice-président.

W. Matthey, secrétaire.

LISTE DES MEMBRES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

Juillet 1968

Président d'honneur:

Baltzer, F., Prof. Dr., Zoolog. Institut, Sahlistr. 8
3000 Bern.

A. Membres à vie:

*Maquelin, Charles, dipl. ing. agr. E.T.H.
1781 Praz.
*Naef, R.-M., Blümlimatt
3600 Thun.
*Nikolei, E., Dr., Hermann-Löns-Weg 4*c*
D-2851 Langen/Bremerhaven, Deutschland.
Schotte, Oscar, Prof. Dr., Dept. of Biology, Amherst College,
Amherst, Mass., U.S.A.

B. Membres ordinaires:

Aellen, Villy, Dr., Muséum d'Histoire naturelle
1211 Genève 6.
Aeppli, L., Frl., dipl. phil., Im Gehracker 4
4125 Riehen.
Aeschlimann, A., Dr., Schweiz. Tropeninstitut, Socinstrasse 57
4000 Basel.
Altherr, E., Dr., prof. au Collège
1860 Aigle.
*Altmann, Jaques, Dr. phil., Bünishoferstrasse 34
8706 Feldmeilen.
*Ammann, Hans, Dr., Brittnauerstrasse 6
4800 Zofingen.
*Anders, Georges, Prof. Dr., Jachtlaan 19
Haren-Groningen, Niederlande.
*Anders-Bucher, Nelly, Frau Prof., Jachtlaan 19
Haren-Groningen, Niederlande.
Andres, Gert, P. D. Dr., 1. Zool. Institut, Universität,
D-65 Mainz, Deutschland.

Aubert, J., Dr., Musée zoologique
1005 Lausanne.
*Aubert, S., Prof., av. Fraisse 12
1000 Lausanne.
[1]) *Aubry, Pierre, cand. sc. nat.
2725 Le Noirmont.
Auf der Maur, Paul, Dr., Schwarzenburgstrasse 148
3097 Liebefeld.
[1]) *Auroi, Charles, cand. sc. nat., rue Neuhaus 12
2500 Bienne.
[1]) *Bächli, Gerhard, stud. phil. II, Glaubtenstr. 8
8046 Zürich.
Bader, C., Dr., Naturhistorisches Museum, Augustinergasse
4000 Basel.
Baer, J. G., Prof. Dr., Institut de Zoologie, Université
2000 Neuchâtel.
*Balls, Michael, Dr., Scool of Biological Sciences, University of East Anglia
Norwich, NOR 77H, England.
Bäschlin, C., Dr., Seminarlehrer, Kirschgartenweg
5000 Aarau.
[1]) *Baud, François, lic. sc., Institut de Zoologie de l'Université
1005 Lausanne.
[1]) *Bauer, Hélène, cand. sc. nat., Jolimont 15
2400 Le Locle.
Baumann, J. A., Prof. Dr., Ecole de Médecine
1200 Genève.
[1]) *Baumgartner, Ronald, cand. phil. nat., Zoologisches Institut, Sahlistrasse 8
3000 Bern.
Beaumont, J. de, Prof. Dr., Musée zoologique
1005 Lausanne.
*Becker, Renate, Frl. Dr., Pfirtergasse 12
4000 Basel.
*Béguin, François, lic. sc., Institut de Biologie moléculaire, 24, quai de l'Ecole-de-Médecine
1200 Genève.
*Benz, G., Dr., Entomologisches Institut E.T.H., Universitätsstrasse 2
8006 Zürich.
*Berger, Heinz, Gymnasiallehrer, Spitzwaldstr. 157
4122 Neuallschwil.
*Bernardini, Nicola, Dr., Institut de Zoologie, Université
1200 Genève.
Bernasconi, Antonio, Dr., Prof. a. d. Kantonsschule, Sternmattstrasse 81
6000 Luzern.
Besuchet, C., Dr., Muséum d'Histoire naturelle
1211 Genève 6.
[1]) *Beuret, Eric, cand. sc. nat., Brévards 5
2000 Neuchâtel.
Binder, E., Dr., chargé de cours, Muséum d'Histoire naturelle
1211 Genève 6.

*Bischler, V., Mlle, Dr., 16, plateau de Champel
1200 Genève.
*Blackler, Anthony William, Prof. Dr., Cornell University, Stimson Hall
Ithaca, N. Y., U.S.A.
Bloch-Weil, S., Frau, Dr., Steinenring 19
4000 Basel.
*Boletzky, Sigurd v., Dr. phil., Zoologische Anstalt, Rheinsprung 9
4000 Basel.
*Bollinger, Arno, dipl. Zool., Altkirchenstrasse 15
4000 Basel.
*Böni-Geiger, A., Dr., Gymnasiallehrer, In den Klosterreben 15
4000 Basel.
[1]) *Bosshard, Hansjakob, cand. phil. II, In Grosswiesen 12
8044 Gockhausen.
*Bovet, Jacques, P. D. Dr. ès sc., Dept. of Biology, University of Calgary
Calgary (Alb.), Canada.
*Bovet, Jaques, Dr., rue F.C. de Marval 8
2000 Neuchâtel.
Bovey, P., Prof. Dr., Entomolog. Institut E.T.H., Universitätsstrasse 2
8006 Zürich.
Bovey, René, Dr.
1197 Prangins.
[1]) *Brack, Christine, Frl., cand. phil. II, Schweiz. Tropeninstitut, Socinstr. 57
4000 Basel.
[1]) *Brändle, Elisabeth, Frl., stud. phil. II, Saxerstrasse 8
5000 Aarau.
Bretscher, Alfred, Dr., Sekundarlehrer, Grüneckweg 14
3000 Bern
[1]) *Briegel, Hans, cand. phil. II, Heideggerweg 20
8050 Zürich.
*Britschgi, H., Heinrich Wirristr. 10
5000 Aarau
[1]) *Bruderer, Bruno, cand. phil. II, Zoologische Anstalt, Rheinsprung 9
4000 Basel.
*Bruhin, Herbert, Dr., Äussere Baselstr. 225
4125 Riehen.
[1]) *Brun, Rudolf, cand. phil. II, Zoologische Anstalt, Rheinsprung 9
4000 Basel.
*Brunold, E., Frl., Dr., Kirchgasse 18
3053 Münchenbuchsee.
[1]) *Bruschweiler, Walter, cand. phil. II, Bachofnerstrasse 9
8037 Zürich.
*Buck, Dieter, Kantonsschullehrer, Alpenstrasse 130
8203 Schaffhausen.
[1]) *Buol, Paul, cand. phil. II, Tulpenstrasse 40
8051 Zürich.
Burckhardt, Dietrich, Dr., Adlerstrasse 12
4000 Basel.

BURLA, Hans, Prof. Dr., Zoolog. Museum der Universität
8006 Zürich.

[1]) *BUSCAGLIA, Marino, Institut de Zoologie, Université
1200 Genève.

[1]) *BÜTTIKER, Bernard, cand. phil. nat., Zoologisches Institut, Sahlistrasse 8
3000 Bern.

*BÜTTIKER, W., Dr., c/o CIBA AG., Postfach
4000 Basel 7.

*CAMENZIND, René, Dr., Witikonerstrasse 316
8053 Zürich.

*CHAROLLAIS, Etienne, Dr., ing. chim., 1, place du 1er-Août
1212 Grand-Lancy.

CHEN, Pei-Shen, Prof. Dr., Zoologisches Institut, Universität
8006 Zürich.

[1]) CLAUDE, Cäsar, cand. phil. II, Chorgasse 9
8001 Zürich.

[1]) *DAHINDEN, Walter, stud. phil. II, Schädrütistr. 32
6000 Luzern.

[1]) *DAVOINE, Marianne, cand. sc. nat., c/o Brodbeck, Maladière 65
2000 Neuchâtel.

*DELLA SANTA, Ed., professeur au Collège, 24, avenue Riant-Parc
1211 Petit-Saconnex.

[1]) *DEUCHLER, Klaus, cand. phil. II, Ackersteinstr. 144
8049 Zürich.

[1]) *DIEHL, Peter, cand. phil. II, Schweiz. Tropeninstitut, Socinstrasse 57
4000 Basel.

[1]) *DOBER, Ernst, cand. phil. nat., Zoologisches Institut, Sahlistrasse 8
3000 Bern.

DOHRN, Peter, Dr., Stazione zoologica
Napoli, Italia.

DOTTRENS, E., Dr., Directeur, Muséum d'Histoire naturelle
1211 Genève 6.

*DROIN, Anne, Mlle, Dr., Station de Zoologie expérimentale 154, rte de Malagnou
1224 Genève.

DU BOIS, A.-M., Mlle, P. D. Dr., Laboratoire d'histologie, Ecole de Médecine
1200 Genève.

DUBOIS, G., Dr., Grand'Rue 12
2035 Corcelles.

[1]) *EICHENBERGER, Gerhard, cand. phil. II, Schweiz. Tropeninstitut, Socinstr. 57
4000 Basel.

*EIGENMANN, Rainer, Dr. phil., Schützenhausstrasse 34
4132 Muttenz.

*ELBL, Alena, Frl., Dr., Station fédérale d'essais agricoles, Domaine de Changins
1260 Nyon.

EMCH, Monique, Mlle, Clinique dermatologique de l'hôpital cantonal
1000 Lausanne.

*ENGELMANN, F., Prof. Dr., Dept. of Zoology, Univ. of California,
Los Angeles 24, Calif., U.S.A.

*Eppenberger, Hans, Prof. Dr., Institut de Biochimie, Chantemerle 18
2000 Neuchâtel.

Ernst, Eberhard, Dr., Dürrenmattweg 84
4122 Neuallschwil.

Escher, K., Prof. Dr., Hinterbergstr. 68
8044 Zürich.

*Eymann, Hermann, Dr., Viktoriastrasse 36
3084 Wabern.

Fankhauser, G., Prof. Dr., Dept. of Zoology, Princeton University
Princeton, N. J., U.S.A.

Ferrière, Ch., Dr., 57, route de Florissant
1200 Genève.

*Fiedler, Walter, Dr., Tiergarten Schönbrunn
Wien XIII, Österreich.

Finsinger, Franz, Dr. phil., Hochfeldstrasse 117
3012 Bern.

*Fioroni, Pio, P. D. Dr., Zoologische Anstalt, Universität
4000 Basel.

*Fischberg, Michael, Prof. Dr., Institut de Zoologie, Université
1200 Genève.

*Fischer, J., Dr. phil., Zoologisches Institut, Sahlistrasse 8
3000 Bern.

*Fleischlin, Sophie, Frl., Seminarlehrerin, Gönhardweg 6
5000 Aarau.

*Florin, J., Dr., Haldenstrasse 2a
9302 Kronbühl.

Flückiger, Edward, Prof. Dr., Im Marteli 9
4102 Binningen.

Forcart, L., Dr., Naturhist. Museum, Augustinergasse
4000 Basel.

*Frank, Rudolf, Gymnasiallehrer, Griesernweg 16
8037 Zürich.

Freyvogel, Dieter, Prof. Dr., Hauptstr. 111
4411 Arisdorf.

*Fritz, Walter, Dr., Grenzacherweg 128
4125 Riehen.

Gacond, René, 9, Valangines
2000 Neuchâtel.

Gallera, J., Dr., Laboratoire d'Embryologie expérimentale
20, rue de l'Ecole de Médecine
1211 Genève.

[1]) *Gander, Eugen, cand. phil. II, Klingentalstrasse 7
4000 Basel.

*Gander, Ralf, Dr., Weedstrasse 1030
9435 Heerbrugg.

[1]) *Gassmann, Michèle, cand. sc. nat., Institut de Zoologie, 11 Rue Emile-Argand
2000 Neuchâtel.

*Gast, Rolf, Dr. phil., Gerberweg 61
2560 Nidau.

*Gehring, Walter, Dr. phil., Herbstweg 93
8050 Zürich.
*Geiger, Hansruedi, Dr., Schönenbergstrasse 72
8820 Wädenswil.
*Geiger, Wolfgang, Dr., Laboratoire d'Anatomie et de Physiologie comparées, Université
1200 Genève.
Geigy, R., Prof. Dr., Riehenstr. 394
4000 Basel.
Gerber, A., Dr., Zur Gempenfluh 64
4000 Basel.
*Geyer-Duszynska, Irène, Mme, Dr., Dept. of Anatomy, Cornell Univ. Medical College,
1300 York Av.
New York, N.Y., U.S.A.
Gihr, Margrit, Frl., Dr., Bantigerstrasse 3
3072 Ostermundigen.
*Gisi, Julie, Frl., Dr., Dornachstr. 10
4144 Arlesheim.
[1]) *Glaus-Most, Luzia, Frau, cand. phil. II, Hammerstrasse 183
4057 Basel.
*Gloor, H., Prof. Dr., Genetisch Instituut
Leyden, Niederlande.
Glutz, Urs, P. D. Dr., Schweiz. Vogelwarte
6204 Sempach.
*Göhringer, Rudolf, Dr., INCEPA Ltd., Caixa postal 1386
Curitiba, Parana, Brasilien.
*Graber, Hans, Dr., Auf der Bürglen
8627 Grüningen.
[1]) *Graf, Jean-François, lic. sc. nat., Institut de Zoologie, Palais de Rumine
1005 Lausanne.
Grobe, Dorrit, Frl, Dr., Zoolog. Anstalt
4000 Basel.
Guénin, H.-A., Prof. Dr., Institut de Zool., Université
1000 Lausanne.
[1]) *Gygax, Peter, cand. phil. II, Elsässerstrasse 4
4000 Basel.
Hadorn, E., Prof. Dr., Zoolog. Institut, Universität
8006 Zürich
Haefelfinger, H. R., Dr., Naturhistorisches Museum, Augustinergasse 2
4051 Basel.
Haller, G. de, P. D. Dr., Institut de Zoologie, Université
1200 Genève.
Haller, P. H., Dr., Marignanostrasse 4
4000 Basel.
Hämmerli-Boveri, Victoire, Frau, Dr., Ottostr. 20
7000 Chur.
*Handschin, Gert, Dr., Habshagstrasse 13
4153 Reinach.
[1]) *Hangartner, Walter, stud. phil. II, Römerstieg 2
8200 Schaffhausen.

[1]) *Hanimann, Franziska, Frl., cand. phil. II, Hegibachstrasse 27
8032 Zürich.
*Hasenfuss, J., Dr., Zoolog. Institut der Universität, Universitätsstrasse 19
D-852 Erlangen, Deutschland.
*Hauri, Hans-Peter, cand. phil. II, Tuschgenweg 65
8041 Zürich.
*Hauser, Rudolf, Dr. phil., Oberer Aareggweg 41
3004 Bern.
*Hecker, Hermann, Dr. phil., Schweiz. Tropeninstitut, Socinstrasse 57
4000 Basel.
Hediger, H., Prof. Dr., Gfennstrasse 29
8603 Schwerzenbach.
[1]) *Hefti, Fridolin, cand. phil. II, Langgartenweg 25
4123 Allschwil.
*Helfer, Hannelore, Frl., Dr., c/o Ciba AG
4000 Basel.
*Henzen, Markus, Dr. phil., Gymnasiallehrer, Bahnhofstrasse 11a
3066 Stettlen.
*Henzen, W., Dr., Gymnasiallehrer, Spitalackerstr. 9
3000 Bern.
*Heusser, Hans, Dr. phil.
8127 Forch.
[1]) *Hirsiger, Hans, cand. phil. II, Zinggen
6264 Pfaffnau.
*Hodler, Felix, Dr., Sek.-Lehrer, Tannackerstr. 56
3073 Gümligen.
Hoffmann, Lukas, Dr.
Tour du Valat, par Le Sambuc, Bouches-du-Rhône, France.
Hofstetter-Narbel, Marguerite, M^me^, P. D. Dr., Institut de Biologie animale et de Zoologie, Palais de Rumine
1005 Lausanne.
*Honegger, René, biol. Assistent, Zoologischer Garten
8044 Zürich.
*Hörning, B., Prof. Dr., Veterinär-Bakteriologisches Institut, Länggasstrasse 122
3000 Bern.
*Huber, A., Dr., Gymnasiallehrer, Holeeletten 20
4000 Basel.
Huber, W., Prof. Dr., Naturhistorisches Museum, Bernastrasse 15
3005 Bern.
Huggel, Hansjörg, Prof. Dr., Institut d'Anatomie comparée, Université
1200 Genève.
*Hunkeler, Pierre, lic. sc., Centre suisse de recherche scientifique en Côte d'Ivoire
Adiopodoumé/Abidjan, Côte d'Ivoire.
[1]) *Immler, Rolf, cand. phil. II, Schweiz. Tropeninstitut, Socinstrasse 57
4000 Basel.
*Inhelder, E., Dr., Zürichbergstr. 72
8044 Zürich.
[1]) *Jenni, Erica, cand. sc. nat., c/o Dagon, Faubourg de l'Hôpital 37
2000 Neuchâtel.

JENNI, Werner, Dr., Jurastrasse 9
4411 Seltisberg.
[1]) *JUNGEN, Hans, Zoologisches Museum, Universität
8006 Zürich.
JUNGEN-HAUSCHTECK, Elisabeth, Frau, Dr., Zoologisches Museum, Universität
8006 Zürich.
KEISER, Fred, Dr., Marschalkenstr. 78
4000 Basel.
[1]) *KELLER, D., cand. phil. nat., Schlösslistrasse 23
3000 Bern.
[1]) *KLÖTZLI, Annemarie, cand. phil. nat., Zoologisches Institut, Sahlistrasse 8
3000 Bern.
*KOCH, Joseph, Fridbach 1
6300 Zug.
*KOCH, Rudolf, Dr. phil., Habühlstrasse 906
8704 Herrliberg.
*KOCHER, Cl., Dr., Pappelstrasse 20
4106 Therwil.
KOCHER, Walter, Dr., Heiligenberg-Institut
D-7799 Heiligenberg b. Bodensee, Deutschland.
[1]) *KRÄMER, Augustin, cand. phil. II, Zoologisches Museum der Universität
8006 Zürich.
*KRAPP, Franz, Dr., Zoologisches Institut der Universität
1700 Freiburg.
KRAUS, Carola, Frl., Dr., Bantigerstrasse 3
3072 Ostermundigen.
*KRESS, Annetrudi, Frl., Dr. phil., Anatomisches Institut, Pestalozzistrasse 20
4000 Basel.
[1]) *KUBLI, Eric, stud. phil. II, Papiermühleweg 198
7207 Landquart-Fabriken.
KÜENZI, W., Dr., Naturhistorisches Museum
3005 Bern.
[1]) *KÜHNER, Andreas, cand. phil. II, Kirchplatz 2
8607 Seegräben.
KUMMER, H., Dr., 112, Country Club Road
Covington, Louis, U.S.A.
KUNZ, Erich, Dr. phil., Gempenstr. 4
4107 Ettingen.
*KUNZ, Yvette, Frl., Dr., Dept. of Zoology, National University U.C.D., Belfield
Dublin 4, Irlande.
[1]) *KÜPFER, Philippe, lic. sc., Chemin du Châble 5
2072 St-Blaise.
KÜRSTEINER, Rico, Dr., Seestrasse 64
9403 Goldach.
KURT, Fred, Dr. phil., Zoologisches Museum der Universität
8006 Zürich.
*LAMPEL, G., Prof. Dr., Zoolog. Institut der Universität
1700 Freiburg.

[1]) *Lamprecht, Jürg, stud. phil. II, Brunngasse 38
8400 Winterthur.
*Lang, Ernst M., Dr. med. vet., Zoolog. Garten
4000 Basel.
Lehmann, F. E., Prof. Dr., Kuhnweg 10
3000 Bern,
*Leuthold, Reinhard, Dr. phil., Feldschützenweg 1
2500 Biel.
*Libert, Odette, 14, avenue Jacques Martin
1224 Chêne-Bougeries.
*Lindenmann, Walter, Dr., Bruckfeldstr. 8
4142 Münchenstein.
*Loosli, Rolf, Dr., Rebhaldenweg 133
4411 Seltisberg.
Lotmar, Ruth, Frl., Dr., Institut f. Physikal. Therapie, Kantonsspital
8032 Zürich.
Lüönd, Hans, Dr., Witikonerstrasse 43
8032 Zürich
[1]) *Lüps, P., cand. phil. nat., Monreposweg 14
3000 Bern.
Lüscher, M. Prof. Dr., Zoolog. Institut, Sahlistr. 8
3000 Bern.
[1]) *Maeder, Anne-Marie, lic. sc. nat., Institut de Zoologie, 11 Rue Emile-Argand
2000 Neuchâtel.
*Mandaron, Paul, Institut de Zoologie, Université
Grenoble, France.
*Mangold-Wirz, Käthi, Frau, Dr., Laboratoire Arago
F-66 Banyuls-sur-mer, France.
*Marthy, Jürg, Hubrecht Laboratorium, Universiteitscentrum « De Uithof »,
Uppsalaan 1
Utrecht, Niederlande.
Matthey, R., Prof. Dr., Institut de Zoologie, Université
1005 Lausanne.
*Matthey, Willy, lic. sc., Institut de Zoologie, Université
2000 Neuchâtel.
[1]) *Mazzucchi, Loriana, cand. phil. nat., Zoologisches Institut, Sahlistrasse 8
3000 Bern.
[1]) *Mechler, Bernard, Institut de Zoologie, Université
1200 Genève.
[1]) *Meili, Ruth, Frl., stud. phil. II, Laufferweg 8
8006 Zürich.
Menzel, R., Dr., Brandisstr. 4
7000 Chur.
*Mermod, Claude, biologiste, Rue du Jura 17
1392 Grandson.
Mermod, G., Dr., 22, av. Soret
1200 Genève.
*Meyer, Dietrich, dipl. Natw., Ormisrain 15
8706 Meilen.

MEYER-HOLZAPFEL, M., Frau, Prof. Dr., Dalmaziquai 149
3000 Bern.

*MEYLAN, André, Dr. ès sc., Stations fédérales d'essais agricoles, domaine de Changins
1260 Nyon.

MICHEL, F., Dr., Göttibach 3
3600 Thun.

[1]) *MINDEK, Geza, cand. phil. II, Eidmattstr. 7.
8032 Zürich.

MISLIN, Hans, Prof. Dr., 2. Zoolog. Institut, Saarstrasse 21
D-65 Mainz, Deutschland.

[1]) *MOREL, Jacques, lic. sc. nat., Service des Vertébrés, domaine de Changins
1260 Nyon.

MORGENTHALER, Hans, Dr., Ferdinand-Hodler-Weg 6
3600 Thun.

MORGENTHALER, O., Prof. Dr., Talbrünnliweg 33
3097 Liebefeld.

*MOSER, H. A., Dr., Station de Zoologie expérimentale, 154 route de Malagnou
1224 Genève.

[1]) *MOSER, Hans, cand. phil. II, Kinkelstrasse 44
8006 Zürich.

*MÜLLER, Fabiola, Sr., Dr., Zoologische Anstalt, Rheinsprung 9
4000 Basel.

*MÜLLER, Heinrich, Dr., Aumatt
3032 Hinterkappelen.

MÜLLER, R., Dr., Grünauweg 12
3600 Thun.

[1]) *MULLIS, Marie-Louise, cand. phil. nat., Zoologisches Institut, Sahlistrasse 8
3000 Bern.

*MUNZ-MORGENTHALER, Ursula, Frau, Biologin, Looslistrasse 46
3027 Bern.

NADIG, Ad., Dr., Lyceum
7524 Zuoz.

*NEF, W., Dr., Kant. Gewässerschutzlaboratorium, Schermenweg 11
3014 Bern.

*NEFF, Magdalene, Frl., Dr., Wartenbergstrasse 22
4000 Basel.

*NEIDITSCH-HALFF, L. A., Frau, Dr., Joachimsackerstrasse 30
4103 Bottmingen.

*NICOLET, Gérard, Dr., Laboratoire d'Embryologie expérimentale, 20, rue de l'Ecole de Médecine
1211 Genève.

*NICOLET, Marie-Blanche, M[me], Le Richelieu, 58 rue Marcel Sembat
F-44 St-Nazaire, France.

[1]) *NIEDERER, Heiner, cand. phil. II, Segetenweg 51
8053 Zürich.

*NIEVERGELT, Bernhard, Dr. phil., Zoologisches Museum der Universität
8006 Zürich.

*Nöthiger, Rolf, Dr., Schlossbergstrasse 4
8802 Kilchberg.
Nüesch, H., Prof. Dr., Zoolog. Anstalt, Universität
4000 Basel.
[1]) *Oberholzer, A., cand. phil. nat., St. Niklausstrasse 21
4500 Solothurn.
*Oelhafen, Frieder, Dr., Bannhalde
5102 Rupperswil.
Orelli, Marcus von, Dr., Schmidholzstr. 63
4142 Münchenstein.
*Ott, Jürg, Dr., Zweiengasse 10
4133 Pratteln.
[1]) *Pauli, Hans-Rudolf, cand. phil. nat., Zoologisches Institut, Sahlistrasse 8
3000 Bern.
Perret, Jean-Luc, Dr., B.P. 32
Ebolowa, Rép. Cameroun.
*Perret, Marie-Madeleine, M[me], 2, rue Carteret
1200 Genève.
[1]) *Perriard, Jean-Claude, cand. phil. nat., Zoologisches Institut, Sahlistrasse 8
3000 Bern.
*Perron, Rolf, Dr., Tellstr. 60
8400 Winterthur.
*Perrot, J.-L., Dr., Le Verex
1165 Allaman.
[1]) *Petermann, Urs, dipl. Natw. E.T.H., Hirtenhofstrasse 32
6000 Luzern.
*Pfeiffer, Wolfgang, Dr. rer. nat., Waldeckstrasse 3
D-74 Tübingen, Deutschland.
Plattner, W., Dr., Schneebergstr. 4
9000 St. Gallen.
Ponse, Kitty, M[lle], Prof. Dr., Station de Zoologie expér., 154, route de Malagnou
1224 Genève.
Portmann, Ad., Prof. Dr., Zoolog. Anstalt, Universität
4000 Basel.
[1]) *Probst, Francine, cand. sc. nat., Institut de Biochimie, Chantemerle 18
2000 Neuchâtel.
[1]) *Probst, Peter, cand. phil. II, Steinbühlallee 157
4054 Basel.
Quartier, Archibald, Inspecteur cantonal de la pêche
2000 Neuchâtel.
Rahm, Urs, Dr., IRSAC, Lwiro, D.S.
Bukavu, Congo.
Reiff, M., P.D. Dr., oberer Rebbergweg 31
4153 Reinach.
Reinhardt, H., Dr., Grossplatzstrasse 18
8122 Pfaffhausen.
*Remensberger, Peter, Dr. phil., Dufourstrasse 30
8008 Zürich.

[1]) *Reymond, Alain, stud. phil., Rocher 27
2000 Neuchâtel.

[1]) *Reynaud, Jacqueline, Mlle, 20, chemin Bedex
1226 Moillesulaz.

Ribaut, J.-Pierre, Dr. ès sc., Musée Zoologique, Université
1005 Lausanne.

*Rich, Konrad, lic. nat., Eggstrasse 25
4402 Frenkendorf.

Richter, Robert H. H., Dr. phil., Universitäts-Frauenklinik
3000 Bern.

Rickenbacher, J., Prof. Dr. med., Anatom. Institut, Universität
8006 Zürich.

*Rickenmann, Engelbert, Dr., Lämmlisbrunnenstrasse 44
9000 St. Gallen.

*Riesterer, Lorette, Dr., St. Johannring 12
4000 Basel.

Rosin, S., Prof. Dr., Zoolog. Institut, Sahlistr. 8
3000 Bern.

Roth, Hermann, Dr., Haldenweg 36
3074 Muri.

*Rötheli, Adolf, Dr., Solothurnstr.
3294 Büren a. Aare.

[1]) *Ruch, Willi, cand. phil. II, Rütimeyerstrasse 17
4054 Basel.

*Ruppli, Erhard, Dr. phil., Gymnasiallehrer
3274 Merzligen.

[1]) *Ryser, Ulrich, stud. phil. II, Hackenbergstrasse 5
8307 Effretikon.

*Sägesser, Hannes, Dr., Naturhistorisches Museum
3005 Bern.

*Salzmann, R., Dr., Lachenweg 5
4125 Riehen.

*Sarasin, Gédéon, Dr., Chrischonastr. 37
4000 Basel.

Sauter, Willi, Dr., Entomolog. Institut E.T.H., Universitätsstr. 2
8006 Zürich.

Schaeppi, Th., Dr., Mühlebachstr. 41
8008 Zürich.

*Schenk, R., Prof. Dr. med., Anatom. Institut, Pestalozzistrasse
4000 Basel.

*Schenkel, Rudolf, Prof. Dr., Nadelberg 27
4000 Basel.

[1]) *Scheurer, Roland, cand. phil. nat., Ostring 81
3000 Bern.

Schifferli, A., Dr., Vogelwarte
6204 Sempach.

Schloeth, Robert, Dr., Hauptplatz 132
7530 Zernez.

SCHMASSMANN, W., Dr., Kant. Wasserwirtsch. Exp., Langhagweg 7
4410 Liestal.
*SCHMID, Hermann, Morgenroth
9410 Heiden.
SCHMID, W., Dr., Kantonsschule
5000 Aarau.
*SCHMIDT-EHRENBERG, L., Frl., Dr., Les Rochettes
1595 Faoug.
*SCHNEIDER-MINDER, Annemarie, Frau, dipl. Natw. E.T.H., Rütimeyerstrasse 17
4054 Basel.
SCHNEIDER, Fritz, Dr., Eidg. Versuchsanstalt
8820 Wädenswil.
SCHNITTER, Marco, Dr., Zoolog. Museum, Künstlergasse 16
8006 Zürich.
*SCHOLL, Adolf, Dr. phil., Zoologisches Institut, Sahlistrasse 8
3000 Bern.
*SCHÖNHOLZER, Lilly, Frl., Dr., Schauenburgerstr. 31
4000 Basel.
SCHÖNMANN, W., Dr., Kloosweg 64
2500 Biel.
*SCHUBIGER, Gerold, cand. phil. II, Witikonerstr. 472
8053 Zürich.
[1]) *SCHÜPBACH, U., cand. phil. nat., Buchshalde
3138 Uetendorf.
[1]) *SEELBACH, Volker, cand. phil. II, Im Lerchengarten 15
4127 Birsfelden.
SEILER-NEUENSCHWANDER, J., Prof. Dr., Zoolog. Institut E.T.H.
8006 Zürich.
*SIMON, Doris, Mme, Prof. Dr., Institut de Zoologie, Université
1200 Genève.
*SINGEISEN, Christoph, dipl. Natw. E.T.H., Spyristrasse 11
9008 St. Gallen.
*SLATKINE-SCHORDERET, Sabine, Mme, Dr., Institut de Zoologie, Université
1200 Genève.
SLOWIK, Fritz, Dr. sc. nat. E.T.H., Hirslanderstr. 18
8032 Zürich.
[1]) *SORACREPPA, Bruno, cand. phil., Hanflandstrasse 766
8617 Mönchaltorf.
[1]) *SPINNER, Werner, cand. phil. II, Säntisstrasse 4
8122 Pfaffhausen.
*SPRING, Hanswerner, dipl. Natw. E.T.H., Blümlisalpstrasse 50
8006 Zürich.
*STAIGER, Hansrudolf, Dr., Felsplattenstrasse 34
4054 Basel.
*STAMM, Roger, Dr., St. Galler-Ring 220
4054 Basel.
[1]) *STAUB, Margrit, Frl., cand. phil. II, Drusbergstr. 73
8053 Zürich.

*Stauffer, Erwin, Dr., Seltisbergerstrasse 64
4000 Basel.
[1]) *Steiner, Emil, cand. phil. II, Museumsstrasse 19
8400 Winterthur.
Steiner, H., Prof. Dr.
6981 Astano.
*Stemmler-Morath, Carl, Weiherhofstr. 132
4000 Basel.
*Stingelin, Werner, Prof. Dr., Zoologische Anstalt
4000 Basel.
Stohler, Harro, Dr., Hauptstr. 117
4102 Binningen.
Stohler, R., Dr., 1584 Milvia St.
Berkeley, Calif., U.S.A.
Stoll, Eva, Frl., Dr., Streulistrasse 56
8032 Zürich.
Strauss, F., Prof. Dr. med., Stadtbachstr. 46
3012 Bern.
Striebel, Heinrich, Dr., Spalentorweg 20
4000 Basel.
Studer, M., rue de France 23
2400 Le Locle.
Suter, Peter, Dr. phil., Obere Flühackerstrasse 15
4402 Frenkendorf.
Sutter, Ernst, Dr., Naturhist. Museum, Augustinergasse 2
4000 Basel.
[1]) *Szeszák, Josef, cand. phil. II, Wettsteinstrasse 2
4125 Riehen.
*Taban, Charles, Dr., 5, chemin du Pont-de-Ville
1224 Chêne-Bougeries.
*Taillard, Willy, Prof. Dr., « Kerville », rte d'Hermance
1245 Collonge-Bellerive.
Tardent, P., Prof. Dr., Zoologisches Institut der Universität
8006 Zürich.
*Thélin, Luc, Dr.
Echevenex, Ain, France.
*Tobler, Albert, Dr., Bungertweg 6
8700 Küsnacht.
Töndury, G., Prof. Dr., obere Heslibachstrasse 79
8700 Küsnacht.
*Tschanz, B., Prof. Dr., Zoologisches Institut, Sahlistrasse 8
3000 Bern.
Tschumi, Pierre, Prof. Dr., Am Bärgli 19
2555 Aegerten.
*Uehlinger, Verena, Mlle, Les Grandes Vignes
1295 Mies.
[1]) *Ulrich, Eduard, cand. phil. II, Felsgasse 40
8200 Schaffhausen.

ULRICH, H., Prof. Dr., Zoologisches Institut E.T.H.
8006 Zürich.
*VANDERHAEGHE, Francine, Mlle, Dr., Institut de Zoologie, Université
1200 Genève.
*VAUCHER, Claude, lic. sc., Châtelaine 4
2072 St-Blaise.
VOLKART, H. D., Dr. phil., Naturhistorisches Museum, Bernastrasse 15
3005 Bern.
*VUILLEUMIER, François, Museum of comparative Zoology
Cambridge 38, Mass., U.S.A.
*WACKERNAGEL, Hans, Dr., Marschalkenstrasse 11
4000 Basel.
WAGNER, G., Prof. Dr., Zoologisches Institut der Universität
8006 Zürich.
*WAGNER-JEVSEENKO, Olga, Frau, Dr., Im Schollenacker 2
4148 Pfeffingen.
*WAHL, Eric, Dr., Avenue Trembley 21 bis
1211 Genève.
*WALDER, Paul, Dr., Sek.-Lehrer, Alpenstrasse 23
8620 Unt. Wetzikon.
*WALKER, Ilse, Dr., P.O. Box 9184
Dar es Salaam, Tanganyika.
[1]) WANDELER, Alexander, cand. phil. nat., Kräyigenweg 13
3074 Muri.
[1]) *WANDELER, Irene, cand. phil. nat., Zoologisches Institut, Sahlistrasse 8
3000 Bern.
WEBER, Rudolf, Prof. Dr., Zoolog. Institut, Sahlistr. 8
3000 Bern.
*WEHRLI-MERMOD, Claire-Lise, Mme, rue de Saint-Jean 36
1200 Genève.
*WEIHS, D. E., Mme, Dr., 15, avenue Juste-Olivier
1000 Lausanne.
[1]) *WEISS, Niklaus, cand. phil. II, Schweiz. Tropeninstitut, Socinstrasse 57
4000 Basel.
WELTI, E., Mme, Dr., chemin des Voirons 4, Grange-Falquet
1200 Genève.
*WENT, Dirk, cand. natw., Hadlaubstr. 39
8044 Zürich.
WERDER, O., Dr., Kirchliweg 8
9008 St. Gallen.
*WIESINGER, Dorothee, Dr., Wanderstrasse 121
4000 Basel.
WIESMANN, R., Dr., Wilhelm Denzstr. 52
4102 Binningen.
[1]) *WILDERMUTH, Hansruedi, Institute of Genetics, Univ. of Glasgow
Glasgow W.2, Scotland.
WILDHABER, M.-A., Dr., pharm., rue de l'Orangerie
2000 Neuchâtel.

[1]) *WILHELM, Rita, cand. phil. nat., Zoologisches Institut, Sahlistrasse 8
3000 Bern.
*WOKER, Hanspeter, Dr., Bahnweg 18
8700 Küsnacht.
*WÜRGLER, F. E., Dr., Hornbachstrasse 69
8008 Zürich.
WUTHRICH, M., Mlle, Dr. h. c., 5, rue Haute
2013 Colombier.
WYSS-HUBER, M., Frau Dr., Eigerstrasse 50
3007 Bern.
*ZADEH, Irandokht Ahmad, Mme, Institut de Zoologie, Université
1200 Genève.
*ZELLER, Christoph, Dr., Princess Margaret Training Center, P.O. Box 20693
Dar es Salaam, Tanganyika.
ZESIGER, Fred, 43, rue Jaquet-Droz
2300 La Chaux-de-Fonds.
[1]) *ZIHLER, Jürg, cand. phil. II, Talacherhalde 9
6010 Kriens.
ZINKERNAGEL, R., Dr., Sieglinweg 12
4125 Riehen.
ZISWILER, Vinzenz, Dr. phil., Rotfluhstr. 45
8702 Zollikon.
*ZÜRCHER, Christian, Dr. phil., Loorenrain 38
8053 Zürich.

Les membres dont le nom est précédé d'un * ne font pas partie de la Société helvétique des Sciences naturelles. Ceux dont le nom est précédé d'un [1]) bénéficient de la demi-cotisation consentie aux étudiants.

Prière de communiquer les changements d'adresse au trésorier, M. le Dr. H. D. VOLKART, Naturhistorisches Museum, Bernastrasse 15, 3005 Berne.

Adressenänderungen sind dem Kassier, Herrn Dr. H. D. VOLKART, Naturhistorisches Museum, Bernastrasse 15, 3005 Bern, zu melden.

Tome 75 Fascicule 2 1968

[redacted]

NT NAM

REVUE SUISSE
DE
ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

DE GENÈVE

GENÈVE
IMPRIMERIE KUNDIG
AOÛT 1968

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 75 — FASCICULE 2

Tome 75, nº 8 — Août 1968

Induction neurale chez les Oiseaux. Rapport temporel entre la neurulation du blastoderme-hôte et l'apparition de l'ébauche neurale induite par un fragment de la ligne primitive[1]

par

J. GALLERA
Laboratoire d'Embryologie expérimentale, Institut d'Anatomie, Université de Genève

(Avec 6 figures)

INTRODUCTION

Déjà au cours des premiers travaux concernant l'induction neurale chez les Amphibiens, on s'aperçut que l'ébauche neurale secondaire ne peut apparaître pas avant la formation de la plaque neurale de l'embryon-hôte (MANGOLD 1926 et 1929, MANGOLD et SPEMANN 1927). Si l'embryon-hôte est suffisamment jeune, le moment de la manifestation de l'action inductrice ne dépend ni du moment où la greffe a été faite ni de l'âge du greffon. Cependant, l'ectoblaste d'une jeune neurula n'est plus compétent, c'est-à-dire il n'est plus capable de réagir au stimulus inducteur. Il s'avère donc que la formation d'une ébauche neurale est fonction à la fois de l'action inductrice et de la maturation progressive du feuillet externe. Cette dernière semble être dans une large mesure autonome. En effet, les expériences de HOLTFRETER (1938), de GALLERA (1952) et de LEIKOLA (1963) ont démontré que l'ectoblaste prélevé sur une très jeune gastrula et cultivé ensuite *in vitro*, hors de l'organisme embryonnaire, perd ses compétences en même temps que le feuillet externe d'un embryon intact.

[1] Travail subventionné par le Fonds national suisse de la Recherche scientifique.

La simultanéité de l'apparition de l'ébauche neurale induite par le greffon et du système nerveux de l'hôte ne signifie pourtant pas que l'âge de l'embryon-hôte au moment de la greffe ne joue aucun rôle. Les recherches de JOHNEN (1956-1961, 1964) faites sur des Amphibiens et celles de GALLERA et IVANOV (1964) effectuées sur les embryons de Poulet ont révélé que l'induction de la mœlle exige plus de temps que celle du cerveau. Par conséquent, les greffes faites tardivement ne peuvent induire que le cerveau. D'autre part, les greffons implantés vers la fin de la période de compétence n'induisent que des structures neurales rudimentaires et souvent incapables de poursuivre leur développement.

Chez les Oiseaux, de même que chez les Amphibiens, la simultanéité de l'apparition de l'ébauche neurale induite et celle de l'hôte est couramment admise, bien que ce phénomène n'ait jamais été, à notre connaissance, soumis à une analyse expérimentale méthodique. Or, une telle analyse devient d'autant plus urgente que récemment VAKAET (1964) a pu montrer que le segment moyen d'une ligne primitive jeune est capable d'induire la formation d'une nouvelle ligne primitive, laquelle n'apparaît pourtant que beaucoup plus tard, quand le corps embryonnaire de l'hôte est déjà en voie de formation. Nous assistons donc dans ce cas à un décalage considérable entre le stade du développement atteint par l'embryon-hôte et celui des structures induites. Malheureusement, VAKAET n'a pas étudié systématiquement le développement ultérieur des lignes primitives induites. Néanmoins, il a mentionné que sporadiquement elles peuvent donner naissance à une ébauche neurale.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Les opérations sont effectuées sur des blastodermes de Poulet cultivés *in vitro* selon une variante de la méthode de NEW (1955) couramment employée dans notre laboratoire.

Dans la première série d'expériences, le greffon de forme pentagonale ($0{,}4 \times 0{,}6$ mm) et contenant la partie antérieure de la ligne primitive achevée est transplanté sur un blastoderme plus jeune (ligne primitive moyenne à longue) dont le feuillet externe garde encore toute sa compétence neurogène. Le greffon est placé dans une niche pratiquée dans le rempart vitellin en avant du croissant antérieur de Duval. Il est appliqué sa face ventrale contre l'ectoblaste de l'hôte et orienté de telle façon que son bord antérieur est tourné vers l'extrémité céphalique de la ligne primitive de l'hôte.

Nous suivons de près le développement des blastodermes opérés, pour noter à quel moment apparaît l'ébauche neurale induite. La formation du repli cérébral transverse nous sert de critérium de la neurulation. Certains embryons sont fixés à ce stade, les autres sont incubés jusqu'au moment où le corps embryonnaire de l'hôte est déjà pourvu de quelques paires de somites.

Dans la deuxième série d'expériences, deux greffons sont implantés sur le même blastoderme, mais ils sont greffés à des stades différents. Le deuxième greffon est implanté 5 à 8 heures après le premier. Au moment de la première greffe, le blastoderme-hôte est pourvu d'une ligne primitive courte ou moyenne. Le deuxième greffon est implanté au moment où l'hôte atteint le stade de la ligne primitive longue ou achevée. Les greffons sont les mêmes que ceux employés dans la série précédente. Nous plaçons le premier greffon dans une loge faite dans le rempart vitellin en avant et à gauche du croissant antérieur de Duval, tandis que le deuxième greffon est implanté à droite. Les bords antérieurs des deux greffons sont orientés vers le nœud de Hensen de la ligne primitive de l'hôte.

Pour la troisième série de nos expériences, les blastodermes au stade de la ligne primitive moyenne nous servent de donneurs. Le greffon de forme carrée (0,4 mm de côté) est prélevé à mi-hauteur de la ligne primitive. Après son excision, il est transplanté sur un autre blastoderme où il est mis dans une niche découpée dans le rempart vitellin en avant du croissant antérieur de Duval. Comme d'habitude, le bord antérieur du greffon est tourné vers la ligne primitive de l'hôte. Ce dernier est, selon le cas, au stade de la ligne primitive courte, moyenne ou longue. Nos blastodermes sont examinés à de courts intervalles sous la loupe binoculaire et fixés quand le corps embryonnaire de l'hôte est bien constitué et pourvu de plusieurs paires de somites. Tous nos blastodermes sont fixés au Bouin, examinés sur des coupes sériées et colorés à l'hémalun-érythrosine.

RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX

La première série de nos expériences contient 14 blastodermes. Dans 4 cas la greffe a eu lieu au stade de la ligne primitive moyenne, tandis que dans les dix cas suivants le greffon a été implanté sur des blastodermes munis d'une ligne primitive longue. Tous les greffons ont induit la formation d'un cerveau qui se continue parfois dans une ébauche médullaire rudimentaire. Dans tous les cas, le repli cérébral transverse, limitant la plaque cérébrale induite, est apparu en même temps que celui de l'embryon-hôte.

Nos greffons ont été prélevés sur des embryons plus âgés que les blastodermes-hôtes. Par conséquent, la différenciation des structures axiales fournies par les greffons (chorde, somites, endoblaste pharyngien, plaquette neurale) est nettement en avance aussi bien sur celle des embryons-hôtes que sur celle des ébauches neurales induites par nos greffons. Par exemple, dans le cas des blastodermes fixés tout au début de la formation du repli cérébral transverse, les greffons ont déjà donné naissance à quelques somites bien développés.

La deuxième série d'expériences englobe 23 blastodermes. Tous portent deux greffons dont le second a été implanté 5 à 8 heures après le premier. Dans 5 cas,

le premier greffon a été mis sur le blastoderme muni d'une ligne primitive courte et la deuxième greffe a eu lieu au moment où l'embryon-hôte a atteint le stade de la ligne primitive longue. Tous ces greffons ont déclenché des inductions neurales typiques qui deviennent visibles au moment de la neurulation de l'embryon-hôte. Toutefois, l'ébauche neurale induite par le second greffon était en général un peu plus petite que celle due au premier (voir, fig. 1).

Dans 18 cas, le premier greffon a été implanté sur des blastodermes au stade de la ligne primitive moyenne. La deuxième greffe a été pratiquée au moment où la ligne primitive de l'hôte a atteint son développement maximum. A ce stade (ligne primitive achevée) la compétence neurogène de l'ectoblaste commence déjà à disparaître. En effet, nos premiers greffons ont provoqué dans tous les cas la formation d'une ébauche neurale qui est devenue visible au même moment que celle de l'embryon-hôte, tandis que 5 de nos greffons implantés tardivement n'ont pas pu accomplir leur rôle d'inducteur neurogène. Ils n'ont provoqué qu'un léger épaississement de l'ectoblaste sus-jacent, lequel peut tout au plus prendre l'aspect d'un neurectoblaste jeune et cela seulement sur une étendue très restreinte. L'un de ces cas est illustré par nos figures 2 et 3. Sur la première nous voyons une coupe oblique du cerveau induit par le premier greffon, tandis que la fig. 3 reproduit une coupe du même blastoderme, mais pratiquée au niveau du deuxième greffon. Dans tous les autres cas le deuxième greffon a pu encore induire une ébauche neurale rudimentaire, en général mal conformée et souvent arrêtée dans son développement. Notons encore que cette ébauche s'est toujours constituée avec un certain retard de 2 à 4 heures par rapport au moment de la neurulation de l'embryon-hôte et de la formation de l'ébauche neurale induite par le premier greffon.

La troisième série de nos expériences a pour but de voir si l'induction d'une nouvelle ligne primitive dans l'ectoblaste périphérique d'un blastoderme en pleine gastrulation est capable de retarder la perte de sa compétence neurogène. Le tiers moyen d'une ligne primitive, qui a atteint environ la moitié de sa longueur définitive, nous sert d'inducteur. Comme NICOLET (1967) l'a récemment démontré, cette partie de la ligne primitive ne contient que de l'endoblaste présomptif. En effet, les contours de nos greffons s'effacent peu de temps après leur implantation. Le matériel greffé s'étale sur la face ventrale du blastoderme et, en écartant les cellules du rempart vitellin, forme une mince couche d'endoblaste du même caractère que celui de l'aire pellucide. L'ectoblaste sus-jacent s'épaissit légèrement et nous assistons à la formation d'une nouvelle aire pellucide. Toutefois, elle est toujours moins étendue que celle du blastoderme-hôte. Un peu plus tard, dans 12 cas sur 15, une nouvelle ligne primitive s'est constituée au sein de l'aire pellucide secondaire. De même que cette dernière, elle était toujours de taille réduite ou même rudimentaire, surtout dans les cas où la greffe a eu lieu au stade de la ligne primitive longue. Dans deux cas, l'apparition de cette ligne primitive n'était

qu'éphémère, après avoir fourni un peu de mésoblaste indifférencié, elle s'est effacée presque entièrement. En revanche, les autres lignes primitives induites par nos greffons ont donné naissance à un embryon secondaire, mais toujours plus petit et plus jeune que l'embryon-hôte (fig. 4). Le retard du développement et en particulier de la neurulation de ces embryons secondaires dépend de l'âge du blastoderme-hôte au moment de la greffe. Dans un cas où cette dernière a été faite tout au début de la formation de la ligne primitive, le développement des deux embryons, primaire et secondaire, était presque synchrone. Six greffons ont été implantés sur des blastodermes au stade de la ligne primitive moyenne et alors le repli cérébral transverse de l'embryon secondaire est apparu 5 à 8 heures après le début de la neurulation de l'embryon-hôte. Dans les trois cas où le greffon mis sur des blastodermes au stade de la ligne primitive longue a encore pu susciter la formation d'une nouvelle ligne primitive et d'un corps embryonnaire secondaire, la neurulation de ce dernier a été retardée de 10 à 13 heures, c'est-à-dire elle a eu lieu au moment où l'embryon-hôte était déjà pourvu de 10 paires de somites. La figure 5 représente le cas où le décalage entre la neurulation des deux embryons a atteint 13 heures. Le blastoderme en question a été fixé tout au début de la neurulation de l'embryon secondaire. L'examen des coupes sériées a montré que la plaque neurale induite a été déjà limitée en avant par le repli cérébral transverse en voie de formation. Cependant, ce repli n'est pas visible sur la microphotographie reproduite sur notre figure. En effet, la tête de l'embryon-hôte surplombe déjà le blastoderme et le bord antérieur de la plaque neurale secondaire.

Il nous reste encore à mentionner les trois blastodermes chez lesquels le greffon n'a pas induit la formation d'une nouvelle ligne primitive. Dans un cas le greffon n'a suscité que la formation d'une petite aire pellucide dont l'ectoblaste prend l'aspect du neurectoblaste jeune. Chez les deux blastodermes, le greffon a donné naissance à un intestin céphalique et a induit la formation d'un cerveau (fig. 6) aussi développé que celui de l'embryon-hôte.

DISCUSSION

Dans un travail antérieur (Gallera et Ivanov 1964), nous avons démontré ue chez les Oiseaux l'ectoblaste n'est compétent que pendant une période relatiement courte. Les greffes du nœud de Hensen pratiquées tout au début de la hordulation ne sont plus capables de déclencher des inductions neurales. La compétence neurogène de l'ectoblaste diminue très progressivement durant la croisance de la ligne primitive pour disparaître rapidement quand cette dernière a tteint sa longueur maximale. Les greffons nodaux transplantés à des stades successfs de la constitution de la ligne primitive induisent la formation de structures neules dont le degré de développement coïncide avec celui atteint par l'ébauche neu-

rale de l'embryon-hôte. Toutefois, nous n'avions pas suivi le développement de nos blastodermes de suffisamment près pour pouvoir affirmer que l'apparition des deux ébauches neurales, l'une induite par le greffon et l'autre formée par l'embryon-hôte, était rigoureusement simultanée. Les expériences relatées dans le travail présent (série I et II) prouvent qu'effectivement tel est le cas, au moins si la greffe n'a pas été faite trop tardivement, vers la fin de la période où l'ectoblaste est encore compétent. En effet, la formation des ébauches neurales induites par nos greffons implantés tardivement semblait être légèrement retardée. Dans ce cas pourtant, les inductions obtenues ont été toujours rudimentaires. Il est donc possible, qu'à l'examen in toto nous n'ayons pas pu apercevoir les tous premiers stades de la formation de ces ébauches neurales réduites et plus ou moins atypiques. Nous pouvons donc admettre que l'action inductrice neurogène exercée sur le feuillet externe ne modifie aucunement le cours de l'évolution de ses compétences.

Dans un autre travail (Gallera 1965), les greffons nodaux avaient été détachés de l'ectoblaste de l'hôte après un laps de temps déterminé et de plus en plus long. Il s'est avéré qu'un contact de 8 heures entre le greffon et l'ectoblaste de l'aire opaque est amplement suffisant pour déclencher des inductions neurales. Cependant, l'ectoblaste soumis à l'action inductrice interrompue au moment opportun ne se transforme en plaque neurale qu'au moment de la neurulation de l'embryon-hôte. Il appert donc que les effets de l'action inductrice peuvent demeurer latents pendant une période plus ou moins longue. Ils ne peuvent se manifester qu'au moment où le feuillet externe atteint un degré déterminé de maturation. Remarquons encore que nous avons toujours placé nos greffons dans la région du blastoderme le plus à l'abri des modifications progressives qui ont leur centre dans l'aire pellucide. En effet, le mésoblaste périphérique ne pénètre que très tardivement dans la région antérieure de l'aire opaque. Force est donc d'admettre que les cellules embryonnaires ne peuvent jamais rester dans un état stationnaire; elles évoluent intrinsèquement et le rythme de ce processus ne peut pas être modifié par l'action inductrice neurogène. En revanche, comme la troisième série de nos expériences présentes l'a démontré, l'induction d'un nouveau foyer gastruléen peut retarder considérablement (jusqu'à 13 heures) le moment où l'ectoblaste perd sa compétence neurogène. Toutefois, la possibilité d'un tel « rajeunissement » est strictement limitée dans le temps. Le tiers moyen de la ligne primitive jeune, implanté au stade de la ligne primitive courte à longue, induit toujours la formation d'une nouvelle ligne primitive dans l'ectoblaste sus-jacent. Cette ligne évolue normalement et donne naissance à un corps embryonnaire qui se constitue beaucoup plus tard que celui de l'embryon-hôte. Par contre, le même greffon transplanté sur un blastoderme un peu plus âgé induit ou bien une ligne primitive abortive ou bien la formation d'une ébauche cérébrale qui apparaît alors au même moment que celle de l'embryon-hôte.

Résumé

Le nœud de Hensen induit toujours des ébauches neurales, lorsqu'il est implanté dans l'aire opaque de blastodermes de Poulet à différents stades de la formation de la ligne primitive. Le système nerveux induit et celui de l'embryon-hôte se forment alors en même temps, quel que soit le stade d'implantation. En revanche, si nous utilisons la partie moyenne de la ligne primitive jeune comme greffon, elle déclenche la formation d'une nouvelle ligne primitive. Elle donne souvent un corps embryonnaire secondaire, dont l'ébauche neurale peut apparaître beaucoup plus tard que celle de l'embryon-hôte.

Par conséquent, nous pouvons conclure que l'induction neurogène ne modifie ni l'évolution des compétences de l'ectoblaste, ni la durée nécessaire à sa maturation, mais que l'induction d'une nouvelle ligne primitive peut au contraire retarder considérablement le moment de la perte de la compétence neurogène dans l'ectoblaste qui l'environne.

Summary

The Hensen's node always induces neural structures, when it is transplanted into the area opaca of chick blastoderms at different stages of the primitive streak formation. In these conditions, the induced neural anlage and that of the host embryo are formed in the same time, whatever the stage of implantation is. At the contrary, if we use the middle part of the young primitive streak as a graft, it elicits the formation of a new primitive streak. It can often give birth to a secondary embryonic body, the neural anlage of which may appear much later than that of the host embryo.

Therefore, we can conclude that the neural induction alters neither the evolution of the ectoblast competences nor the time required for its maturation, but, at the contrary, the induction of a new primitive streak may delay considerably the moment, at which the neural competence is lost, in the neighbouring ectoblast.

Zusammenfassung

Die Primitivknote induziert immer neurale Anlagen, wenn sie in der Area opaca von Hühnchen Keimscheiben an verschiedenen Stadien der Primitivstreifenentwicklung verpflanzt wird. Dann bilden der induzierte Nervensystem und derjenige des Wirtkeimes sich gleichzeitig, welche auch die Verpflanzungstadium sein mag. Im Gegenteil, wenn wir einen Mittelteil des jungen Primitivstreifens implantierten, löst er die Bildung eines neuen Primitivstreifens aus. Es bildet oft

einen sekundären Embryonalkörper, dessen neurale Anlage viel später als diejenige des Wirtembryones erscheinen kann.

Daran, können wir beschliessen, dass die Neuralinduktion weder die Ektoblastkompetenzentwicklung noch seine Reifendauer verändern, sondern die Induktion eines neuen Primitivstreifens der Neuralkompetenzverlustmoment im umgebenden Ektoblast lange aufschieben kann.

BIBLIOGRAPHIE

GALLERA, J. 1952. *Inductions céphaliques dans l'ectoblaste vieillissant (Triturus alpestris)* Arch. Entwickl.-Mech. Org. 146: 21-67.

— 1965. *Quelle est la durée nécessaire pour déclencher des inductions neurales chez le Poulet?* Experientia 21: 218.

— et I. IVANOV. 1964. *La compétence neurogène du feuillet externe du blastoderme de poulet en fonction du facteur « temps ».* J. Embryol. exp. Morph. 12: 693-711.

HOLTFRETER, J. 1938. *Veränderungen der Reaktionsweise im alterenden isolierten Gastrulaektoderm.* Arch. Entwickl.-Mech. Org. 138: 163-196.

JOHNEN, A. G. 1956. *Experimental studies about the temporal relationships in the induction process. I Experiments on Amblystoma mexicanum.* Proc. Acad. Sci. Amst. Ser. C 59: 554-561.

— 1956. *Experimental studies about the temporal relationships in the induction process. II Experiments on Triturus vulgaris.* Proc. Acad. Sci. Amst. Ser. C 59: 652-660.

— 1961. *Experimentelle Untersuchungen uber die Bedeutung des Zeitfaktors beim Vorgang der neuralen Induktion.* Arch. Entwickl-Mech. Org. 153: 1-13.

— 1964. *Experimentelle Untersuchungen über die Bedeutung des Zeitfaktors beim Vorgang der neuralen Induktion II.* Arch. Entwickl.-Mech. Org. 155: 302-313.

— 1964. *Heteroplastisehe Explantatkombinationen bei Amblystoma und Triturus zur Analyse der primären Schritte bei neuralen Induktion.* Arch. Entwickl.-Mech. Org. 155: 314-391.

LEIKOLA, A. 1963. *The mesodermal and neural competence of isolated gastrula ectoderm studied by heterogenous inductors. Ann.* Zool. Soc. « Vanamo » 25: 1-50.

MANGOLD, O. 1926. *Ueber formative Reize in der Entwicklung der Amphibien.* Naturwiss. 14: 1169-1175.

— 1929. *Experimente zur Analyse der Determination und Induktion der Medullarplatte.* Arch. Entwickl.-Mech. Org. 117: 587-696.

MANGOLD, O. und H. SPEMANN. 1927. *Ueber Induktion von Medullarplatte durch Medullarplatte im jüngeren Keim, ein Beispiel homöogenetischer oder assimilatorischer Induktion.* Arch. Entwickl.-Mech. Org. 111: 342-422.

NEW, D. 1955. *A new technique for the cultivation of the Chick embryo in vitro.* J. Embryol exp. Morph. 3: 326-331.

NICOLET, G. 1967. *La chronologie d'invagination chez le Poulet : Etude à l'aide de la thymidine tritiée.* Experientia 23: 576.

VAKAET, L. 1964. *Diversité fonctionnelle de la ligne primitive du blastoderme de Poulet* C. R. Soc. Biol. 158: 1964.

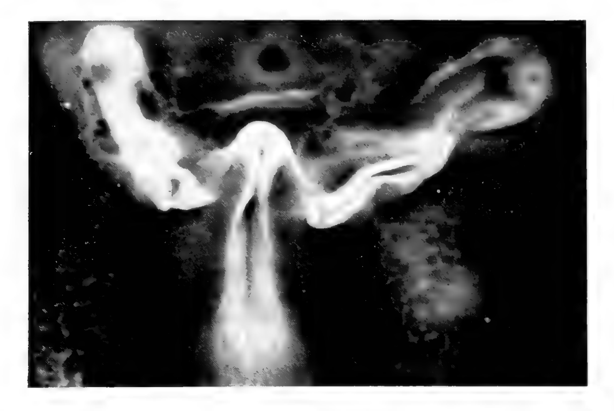


FIG. 1. Blastoderme porteur de deux greffons photographié en lumière réfléchie. Au moment de la première greffe le blastoderme-hôte était au stade de la ligne primitive moyenne. Le second greffon (à gauche) a été implanté 6 heures 20 plus tard quand l'hôte a atteint le stade de la ligne primitive longue. Les ébauches neurales induites sont apparues simultanément et au même moment que celle de l'embryon-hôte. Toutefois, l'induction due au second greffon est plus petite que celle provoquée par le premier.

FIG. 2. Coupe du cerveau induit par le premier greffon.

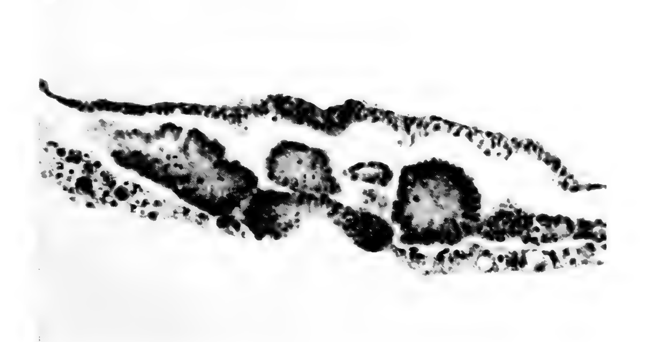


FIG. 3. Coupe pratiquée au niveau du deuxième greffon. Il a donné naissance à la chorde, à quelques paires de somites et à une plaque neurale encadrée dans l'endoblaste vitellin de l'hôte. Ce greffon n'a provoqué qu'un léger épaississement de l'ectoblaste sus-jacent.

FIG. 4. Microphotographie in toto d'un blastoderme dans lequel un greffon contenant le tiers moyen de la ligne primitive jeune a induit la formation d'un embryon secondaire complet, mais plus jeune que l'embryon-hôte.

FIG. 5. Microphotographie in toto d'un embryon secondaire dont la plaque neurale est apparue 13 heures après la neurulation de l'embryon-hôte.

FIG. 6. Microphotographie in toto d'un blastoderme dans lequel le greffon (le tiers moyen de la ligne primitive jeune) a déclenché directement l'induction d'un cerveau. Ce dernier s'est constitué en même temps que l'ébauche neurale de l'embryon-hôte.

Tome 75, nº 9 — Août 1968

Untersuchungen zur Histologie, Autotomie und Regeneration dreier Doto-Arten Doto coronata, D. pinnatifida, D. fragilis (Gastropoda, Opisthobranchiata)

von

Annetrudi KRESS
Zoologische Anstalt der Universität Basel

mit 4 Tafeln und 29 Textfiguren

INHALTSVERZEICHNIS

EINLEITUNG

Schon Mitte des letzten Jahrhunderts war die Fähigkeit zur Regeneration bei Opisthobranchiern gesehen und erwähnt worden (Tab. 1). Trotz der weltweiten Verbreitung der Gruppe, ihrer grossen Artenzahl (ca. 13 000 nach Kästner) und der Vielfalt in Gestalt und Farbe, sind nur wenige histologische Daten zum Regenerationsgeschehen zu finden. Den wenigen Arbeiten, die Angaben über Regenerationsvorgänge enthalten, liegt eine andere Fragestellung zu Grunde z. B.:

— die Klärung der Nematocystenherkunft (GLASER 1910 an *Aeolidiern*, KOMOR 1932 an *Amphorina* spec.).
— Interesse am Ausmass der Regenerationspotenz (CHILD 1905 mit unbestimmten *Aeolidiern*, HECHT 1896 verschiedene *Nudibranchier*, ZUCCO-CUCAGNA NUSBAUM 1915 bei *Placida (Hermea) dendritica*)
— das Studium der Musterbildung (BÜRGIN-WYSS 1961 und 1965 an *Trinchesia coerulea* und *Hermissenda crassicornis*).

Das oft nur sporadische Auftreten der meisten Arten, die Schwierigkeit der Materialgewinnung, und das wegen der Empfiindlichkeit der Objekte oft schwierige Experimentieren machen es verständlich, dass hier eine Lücke klafft.

Seit HANKO (1913) schrieb: „ Obgleich die Erforschung der Regenerationsvorgänge riesige Fortschritte machte, hat man sich mit dem Studium der Regenerationserscheinungen bei Mollusken kaum beschäftigt “, hat sich die Situation nicht wesentlich verändert. Das trifft besonders für die Frage nach der Herkunft des Zellmaterials und der Histologie des Regenerationsablaufes zu.

In der vorliegenden Arbeit wird der Versuch unternommen, den komplexen Prozess der Regeneration an Rückenkolben von *Nudibranchiern* morphologisch und histologisch zu klären. Damit soll ein Beitrag zur Kenntnis des Phänomens geleistet werden, der einen Vergleich mit anderen Tierarten möglich macht. Um die Regenerationsvorgänge richtig zu verstehen, muss dem Kapitel über die Regeneration eine eingehende Darstellung der Normalhistologie vorangestellt

TABELLE 1

Historisches zur Regeneration und Autotomie bei Opisthobranchiern

Jahr	Autor	Behandelte Arten	Experimente, Resultate
1840 1842 1876	VERANY KROHN IHÉRING	*Tethys leporina (Fimbria fimbria)*	Rückenanhänge, die früher als parasitische Würmer *(Vertumnus tethicola)* betrachtet wurden, nun als abgeworfene Kolben erkannt.
1889	SMITH E. A.	*Lobiger*	Fussabwurf erwähnt.
1891.	PARONA	*Tethys leporina*	Kolbenabwurf, Regenerate mit Doppelbildungen
1891	FRENZEL U.	*Tethys leporina (Fimbria f.) Aeolis (Facelina) lineata, Antiopa cristata (Janolus cristatus), Doto spec., Trinchesia aurantia, Facelina coronata, gew. Eubranchusarten*	Amputation von Schwanz, Rhinophoren und Tentakeln. Verwundungen auch ohne Autotomie-Effekt möglich. Wärme zeitigte keine Abwürfe.
1896	HECHT E.	*Eolis (Aeolidia) papillosa, Eolis (Facelina) coronata, Eolis (Trinchesia) olivacea, Eolis (Eubranchus) exigua, Eolis (Tergipes) despectus, Doto, Proctonotus mucriniferus (Zephyrina pilosa)*	Rhinophoren und Tentakeln amputiert. Kontrolle der Regenerationspotenz. Beobachtung natürlicher Regenerate.
1901	RIGGENBACH E.	*Tethys leporina (Fimbria f.) Aeolis (Coryphella) lineata, Antiopa cristata (Janolus cristatus)*	Beobachtung von Kolbenabwurf, Abzupfen derselben, Regenerate mit Doppelspitze.
1905	CHILD C.	unbekannte Aeolidier vom Pazifik	Amputation bis Körpermitte } Regeneration Amp. d. Kopfes vor d. Gehirn } erfolgt. Gehirnverletzungen führen zum Tod.
1915	ZUCCO-CUCAGNA/ NUSBAUM	*Hermaea (Placida) dendritica*	Abklären von Regenerationspotenzen. Erste histologische Angaben.

Fortsetzung Tabelle 1

Jahr	Autor	Behandelte Arten	Experimente, Resultate
1920	PELSENEER P.	Mollusken allgemein, u.a. Opisthobranchier	Umfangreiche Aufzählung von Missbildungen und natürlichen Regeneraten.
1928	RISBEC I.	*Gena*, *Stromatella* *Doris fragilis*, *Kentrodoris inframaculata*, *Triopa ornata*, *Discodoris boholiensis*	Fussabwurf. Abtrennen von Mantelteilen beobachtet.
1931	SI, TSCHANG	*Lobiger philippi*, *Aeolidiella glauca* *Acera bullata* *Aplysia punctata*	Äussere Morphologie der Rückenanhänge. Parapodienabwurf. Schalenregeneration nicht möglich.
1932	KOMORI S.	*Amphorina spec.*, *Aeolidiella takano-simaensis*	Experimentelle Studie, wenig Histologie.
1961	SWENNEN, C. GONOR J.	*Lobiger serradifalci*	Fuss- und Parapodienabwurf beobachtet, wobei dieser Abwurf entlang einer Linie erfolgt, der im Innern des Integuments eine spezielle Anordnung von Muskelfasern zu Grunde liegt.
1961	HAEFELFINGER HR.	*Peltodoris maculata*	Abstossen von Mantelteilen, die Flecken auf dem Regenerat sind kleiner.
1961	BÜRGIN-WYSS U.	*Trinchesia coerulea*	Histologie der Kolbenregeneration so weit nötig zur Abklärung des Zustandekommens des Farbmusters.
1965	BÜRGIN-WYSS U.	*Hermissenda crassicornis*	wie bei der obigen Arbeit. Erwähnt, dass regen. Tiere, ob gefüttert oder nicht, Teile des Schwanzes resorbieren. Grössenabnahme bis zu 25%.

werden. Dabei sollen in erster Linie die durch den Eingriff direkt betroffenen Organe betrachtet werden, ausserdem die Strukturen, die für die Bereitstellung der an der Regeneration beteiligten Gewebe in Frage kommen.

Die Kolben oder „ Cerata “ von Opisthobranchiern wurden aus verschiedenen Gründen als Versuchsobjekt gewählt:

1. Sie bilden eine genau abgegrenzte Einheit, enthalten Epithel, Mitteldarmdrüse, Muskeln, Nerven, Bindegewebe, Blut und zahlreiche Drüsen.

2. Sie werden bei den untersuchten Arten auch in der Natur autotomiert, eine Tatsache, die spezielles Interesse verdient. Abgeworfene *Fimbria*kolben wurden Mitte letzten Jahrhunderts sogar als selbständige, marine Organismen beschrieben.

3. Die grosse Anzahl von Anhängen (pro Tier minimal 6, maximal 20) ermöglichen es, am gleichen Tier mehrere Experimente durchzuführen.

Opisthobranchierzuchten vom Ei an, dazu noch in grösserer Individuenzahl sind nur bei wenigen Arten möglich. Deshalb musste mit einem sehr heterogenen Material in Bezug auf Alter, Grösse, Reifezustand etc. gearbeitet werden. Gerade die Heterogenität aber erlaubt zusätzliche Beobachtungen. Ich hoffe mit der vorliegenden Studie zu zeigen, dass trotz der erwähnten Schwierigkeiten diese Molluskengruppe das Interesse der Regenerationsforscher verdient.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. A. Portmann, unter dessen Leitung die vorliegende Arbeit entstand, möchte ich für seine Ratschläge und Anteilnahme herzlich danken. Spezieller Dank gilt dem ehemaligen Direktor der „ Marine Biological Association “ in Plymouth, Sir Frederic Russel, wie auch seinem Nachfolger, Prof. J. E. Smith. Sie stellten mir während dreier Sommer einen Arbeitsplatz zur Verfügung. Durch die Hilfsbereitschaft ihres Personals erhielt ich genügend Material und damit die Möglichkeit, die Experimente durchführen zu können.

Im weiteren zu Dank verpflichtet bin ich Herrn Dr. H. Lemche (Kopenhagen) für seine Bemühungen zur Bestimmung von *Doto pinnatifida;* Dr. Vera Fretter (Reading) für die Möglichkeit in die unveröffentlichten Dissertationen (Pande 1958, Dyson 1964) Einblick nehmen zu können, Frl. Dr. D. Grobe und L. Schmekel, sowie Herrn Dr. H.R. Haefelfinger für wertvolle Ratschläge, und Miss L. Serpell (Plymouth) für die Mithilfe bei der englischen Zusammenfassung.

MATERIAL

Das Material stammt aus der Bucht von Plymouth (Devon, England) und dem angrenzenden Kanalgebiet. Alle Versuche und ein grosser Teil der übrigen

Arbeit wurden in den Sommermonaten (April-Oktober) der Jahre 1964 bis 1966 im Labor der „ Marine Biological Association “ durchgeführt. Die Tiere wurden entlang der Küste und auf der kleinen vorgelagerten Insel Drake Island bei tiefem Ebbestand selber gesucht oder aus gedretschtem Hydroidenmaterial täglich aussortiert. Für die Experimente standen 34 *Doto coronata*, 67 *Doto pinnatifida* und 31 *Doto fragilis* zur Verfügung. Dazu kommen eine ganze Anzahl Tiere, die für Blutuntersuchungen, histochemische Nachweise und Lebenduntersuchungen der Haut dienten.

Zum Vergleich wurde auch mit *Dendronotus frondosus*, *Trinchesia aurantia*, diversen *Eubranchusarten*, *Facelina coronata*, *Polycera quadrilineata*, *Goniodoris nodosa*, *Rostanga rufescens* und mit dem Sacoglossen *Placida dendritica* gearbeitet.

METHODEN

Operationen:

Kolben: mit Hilfe von Uhrmacherpinzetten wurden den Tieren die Kolben abgezupft. Die Ablösung erfolgte an der Autotomiefläche. Im allgemeinen genügte ein ganz leichtes Zerren; es bestehen aber deutliche, individuelle Unterschiede in der Bereitwilligkeit, die Kolben zu lassen. Die Wunde ist bei *Doto coronata* und *Doto pinnatifida* sehr klein, fast unsichtbar, bei *Doto fragilis* ein länglicher, zur Körperachse querverlaufender Spalt. In keinem Fall erfolgt sichtbarer Gewebe- oder Körpersaftverlust durch die entstehende Wundöffnung. Die zwei erstgenannten Arten kriechen nach einem kurzen Zusammenzukken wieder normal weiter, während *Doto fragilis* manchmal für Stunden in zusammengezogener Stellung verharrt. Die abgetrennten Kolben kontrahieren sich nur kurze Zeit, während amputierte Aeolidierkolben auch nach Stunden noch schlängelnde Bewegungen zeigten.

Rhinophoren : Mit einer Pincettenschere wurde versucht, parallel zur Körperoberfläche Rhinophor und Scheide abzutrennen. Das Vorhaben ist äusserst schwierig auszuführen, denn die Tiere reagieren blitzschnell auf den Wasserdruck der zuklappenden Schere, und bei vorheriger Betäubung wird nur in den seltensten Fällen die gewünschte Streckung des Organs erhalten. Es wird wohl die Scheide, aber oft nur ein peripherer Teil des Rhinophors entfernt. Das zu regenerierende Volumen ist somit jedesmal verschieden, und der Einfluss der Wunde auf das nahe unter der Haut liegende Rhinophorenganglion ist nur schwer quantitativ zu erfassen und zu vergleichen.

Schwanz : Dem dahinkriechenden Tier wurden je nach Grösse zwischen 2 und 4 mm „ Schwanz “ abgeschnitten. Bei *Doto pinnatifida*, wo die Kolben bis sehr nahe an die Spitze verteilt sind, wird damit auch das hinterste Kolben-

paar entfernt. Verletzt werden dabei das Ende des „Leberzentralkanals" und Teile der Gonade. Die Wunde kontrahiert sich rasch und das Tier kriecht sofort weiter.

Es ist wichtig, die Schnecken nach der Operation sofort in fliessendes, genügend O_2-haltiges Meerwasser zu bringen, sonst gehen sie nach kurzer Zeit ein.

Colchizin-Versuche[1]: Um die Mitosetätigkeit während der Regeneration festzustellen, wurden die Tiere zweimal für 20 Minuten in eine Colchizinlösung (1:5 000 in filtriertem Meerwasser) verbracht: das erste Mal 24 Stunden, das zweite Mal 6 Stunden vor dem Fixieren. Fixierung erfolgte in Helly und Formol-Alkohol-Eisessig.

Temperatur-Versuche: Die Normalversuche fanden in den Becken mit der Meerwasserzirkulation des Labors statt; die Temperatur schwankte zwischen 15 und 18° C.

Kühlraumversuche: bei 10° konstant.

Hunger-Versuche: Nach normalem Regenerationsstart bleiben die Regenerate bald stationär; die Tiere schrumpfen und gehen ein.

Totalfärbung von Wehrzellen: Kolben mit vielen durchschimmernden Wehrzellen wurden auseinandergezupft und mit 0.5% wässriger Rhodamin-B-Lösung gefärbt. Um den Fettnachweis mit Sudan IV oder Sudan schwarz durchzuführen, wurden die Kolben zuerst für eine Stunde in 5%igem Formol (neutral) fixiert.

Die Prüfung gewisser Epitheldrüsen, speziell in den Kolben, wurde mit dem Polarisationsmikroskop durchgeführt.

Für das Lähmen vor dem Fixieren erwies sich bei Doto ein kurzes MS-222-Bad (Sandoz) als günstig.

Supravitalfärbung für die Körperflüssigkeit:

Lösungen: A. Vital Neutralrot 0,25% in absolutem Alk.
B. Vital Janusgrün 0,4% in absolutem Alk.
in verschiedenen Mischungsverhältnissen.

Fixierungen: Es wurden die üblichen Methoden angewandt, wie neutrales Formol (Baker), Susa, Bouin-Duboscq, Carnoy, Osmium (Lewitsky) und Helly, welches sich als sehr günstig erwies.

Färbungen: Als Übersichtsfärbungen wurden vor allem Prenant und Masson-Trichrom, wie auch Azan verwendet.

---

[1] Colchizin bewirkt bei mitosereifen Zellen zuerst eine Förderung dieses Geschehens, später dagegen eine Blockierung in der frühen Metaphase (Spindelgift). Es lassen sich also mit Hilfe dieses Chemikaliums teilungsbereite Zellen im histologischen Präparat leichter nachweisen.

TABELLE 2

Nachweismethoden

Nachzuweisende Substanz	Nachweismethode
DNS	Feulgen, Gallocyanin (Sarnaker) Acid Solochrom-cyanin, Methylgrün-Pyronin
RNS	Methylgrün-Pyronin
Kohlehydrat: Glykogen	PAS, Best'sches Carmin
Proteine: Arginin	Sakaguchi
Mucopolysaccharide	Alcianblau, PAS (neutrale M.) Toluidinblau (Metachromasia)
Lipide	Osmiumtetroxyd (Lewitsky) Nilblausulfat, Sudan IV, Sudan schwarz, Rhodamin B
Calciumcarbonat oder -Phosphat	Nuclear fast red, Gallaminblau, Alcianrot S, von Kossa-Silber, Crétin, Eriochrom schwarz
Lipofuscin und Melanin	Schmorl-Methode: $FeCl_3$, und Kaliumferricyanid, Nilblaumethode.

I. SYSTEMATISCHER TEIL

Die Systematik der Opisthobranchier ist in vielen Fällen noch ungeklärt. Dafür sind auch die zahlreichen umstrittenen Arten innerhalb der *Dotoiden* ein Beispiel. Viele der Schwierigkeiten rühren daher, dass Arten anhand eines einzigen oft bereits fixierten Exemplares aufgestellt wurden.

Für lange Zeit war die Eingliederung der ganzen Familie der *Dotoiden* fragwürdig, sah doch PELSENEER in den Rhinophorenscheiden und der Reduktion der Kiefer verglichen mit den *Aeolidiern* Merkmale, die es nötig machten, die Gruppe höher als die der *Aeolidier* und von diesen abgeleitet zu betrachten. Auch PRUVOT-FOL (1954) gliedert die *Dotoidae* unter die *Aeolidier* ein, allerdings mit der Bemerkung, dass erhebliche Unterschiede bestünden. Schon ALDER UND HANCOCK (1845-55) und später dann ODHNER (1922, 1936) nehmen an, dass obgleich die Mitteldarmdrüse fast ausschliesslich in den Kolben verteilt ist und somit Aeolidierähnlichkeit anzeigt, die Lage der Gonaden über dem Leberzentralkanal und die Rhinophorenscheiden (hier als primitives Überbleibsel betrachtet) auf die Verwandtschaft mit den *Dendronotaceen* schliessen lassen. Erschwert wird die Situation durch die ascoglossen-ähnliche, einreihige Radula und den Bau und die Anordnung der Genitalorgane.

ODHNER nimmt an, dass die *Dotoidae* wie die *Aeolidiacea* unabhängig voneinander von einem primitiven cladohepatischen Nudibranchier abstammen. Das Fehlen eines Cnidosacks und das Vorhandensein grosser Drüsen vor allem in der entsprechenden apikalen Region, ist ein Problem, das uns später noch beschäftigen wird (s. 263).

Für das Bestimmen der Arten ist „ the colour of primary importance " wie ODHNER (1922) sagt, denn „ the radulae do not offer any character to distinguish the species ", besonders weil die Variationen innerhalb der gleichen Art, ja innerhalb der gleichen Radula beträchtlich sind. Dazu haben einige Arten, so z. B. *Doto coronata* eine enorme Verbreitung (Küsten Finnlands, Nordafrikas und Nordamerikas), was leicht zu Varietäten führen kann. Auch die Anzahl der Kolbenpaare bietet keine systematische Handhabe (Abb. 2).

Neben der Färbung sind die Kolbentuberkel, die Rhinophorenscheide, wie auch das Stirnsegel als systematische Merkmale in Gebrauch. Alle unterliegen beträchtlichen Variationen.

Ich habe deshalb für meine Versuche nur Tiere verwendet, die sicher einer der drei, im folgenden Kapitel beschriebenen Arten zugeordnet werden konnten.

Systematische Merkmale der Familie Dotoidae (Abb. 1)

— Stirnsegel (als eine Weiterdifferenzierung des Kopfschildes der *Cephalaspidea*, HOFFMANN 1933)
— Einreihige Anordnung der Kolben jederseits des Rückens, meist symmetrisch, manchmal leicht verschoben (betr. Variationen Kolbenzahl Länge des Tieres siehe Abb. 2)
— kein Cnidosack, grosse opake, unter dem Epithel durchschimmernde Drüsen, sogenannte „ Wehrzellen "
— Typische Kolbenform mit zirkulär angeordneten Tuberkeln
— manchmal Pseudobranchienbildung („ gills ")
— Rhinophoren in eine Scheide retraktil
— Radula 1.1.1. oder 0.1.0. (ODHNER 1936)
— Kiefer nur häutig.

Diagnose : Doto coronata (GMELIN 1791) (Tafel II, Fig. 1).

Körper : schlank, glatt, semitransparent, Grundfarbe von sehr hellem gelb bis zu braungelb, in unterschiedlichem Ausmass übersät mit dunkelroten oder braunen Tupfen und Flecken. Um die Kolbenbasis sehr oft helle, ausgesparte Partien. Farbvariationen sehr gross.

Rhinophoren : lang und dünn, meist mit weissen Tupfen, mit abstehenden aber wenig gelappten, glatten Rhinophorenscheiden, rostral etwas ausgezogen.

Stirnsegel : beidseitig eher ausladend, abgerundet.

Kolben: unterschiedlich in Gestalt: meist ± schlank, Tuberkel unterschiedlich in Anzahl und Anordnung. Letztere manchmal sehr regelmässig, öfters ganz unregelmässig. Immer mit endständigem rotem bis dunkelbraunem Fleck, oft auch mit Ringen und Sprenkeln. Zudem besteht bei allen drei Arten die Möglichkeit, mit Hilfe der Körperflüssigkeit den Kolben zu dehnen, und somit die Form und Grösse wesentlich zu variieren. Form der Tuberkel: manchmal sehr flach, oft stark abstehend.

Länge: max. 15 mm, Geschlechtsreife ab 5-6 mm Grösse (im Mittelmeer wahrscheinlich früher).

Futter: Campanularia spec. Dynamena pumila, Sertularia spec., *Nemertesia antennina, Obelia geniculata* (selten).

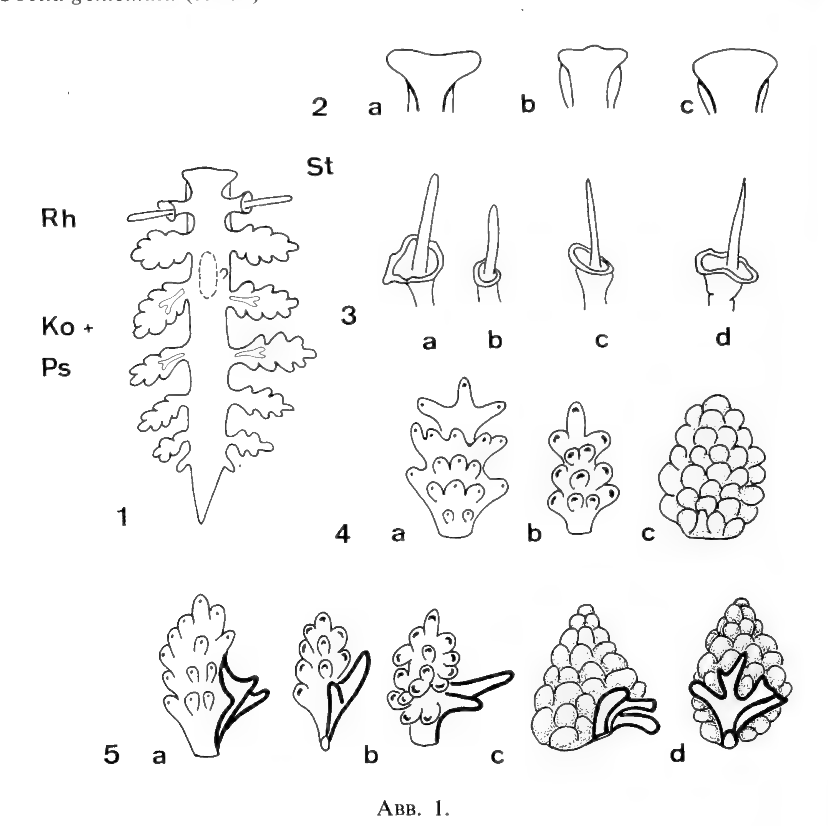


Abb. 1.

1 = Grundtyp von Doto: ST = Stirnsegel, Rh = Rhinophor, Ko = Kolben, Ko + Ps = Kolben mit Pseudobranchien.

2 = Stirnsegel: a = *D. pinnatifida*; b = *D. coronata*; c = *D. fragilis* (a + c mit Kante).

3 = Rhinophor: a = *D. pinnatifida*, adultes Tier mit gelappter Scheide; b = *D. pinnatifida*, juveniles Tier mit enger Scheide; c = *D. coronata* (manchmal auch gelappt); d. = D. *fragilis*.

4 = Kolben: (von der Aussenseite) a = *D. pinnatifida*: Tuberkel länglich, mit schwarzem endständigem Fleck; b = D. coronata: Tuberkel meist rundlich, endständiger Fleck rotbraun, oft auch Fleckung unregelmässig auf dem ganzen Kolben; c = *D. fragilis*: keine Flecken.

5 = Pseudobranchienbildung: a = *D. pinnatifida* (von der seite); b = *D. coronata* (2 Varianten); c + d = *D. fragilis*, seitlich; von innen.

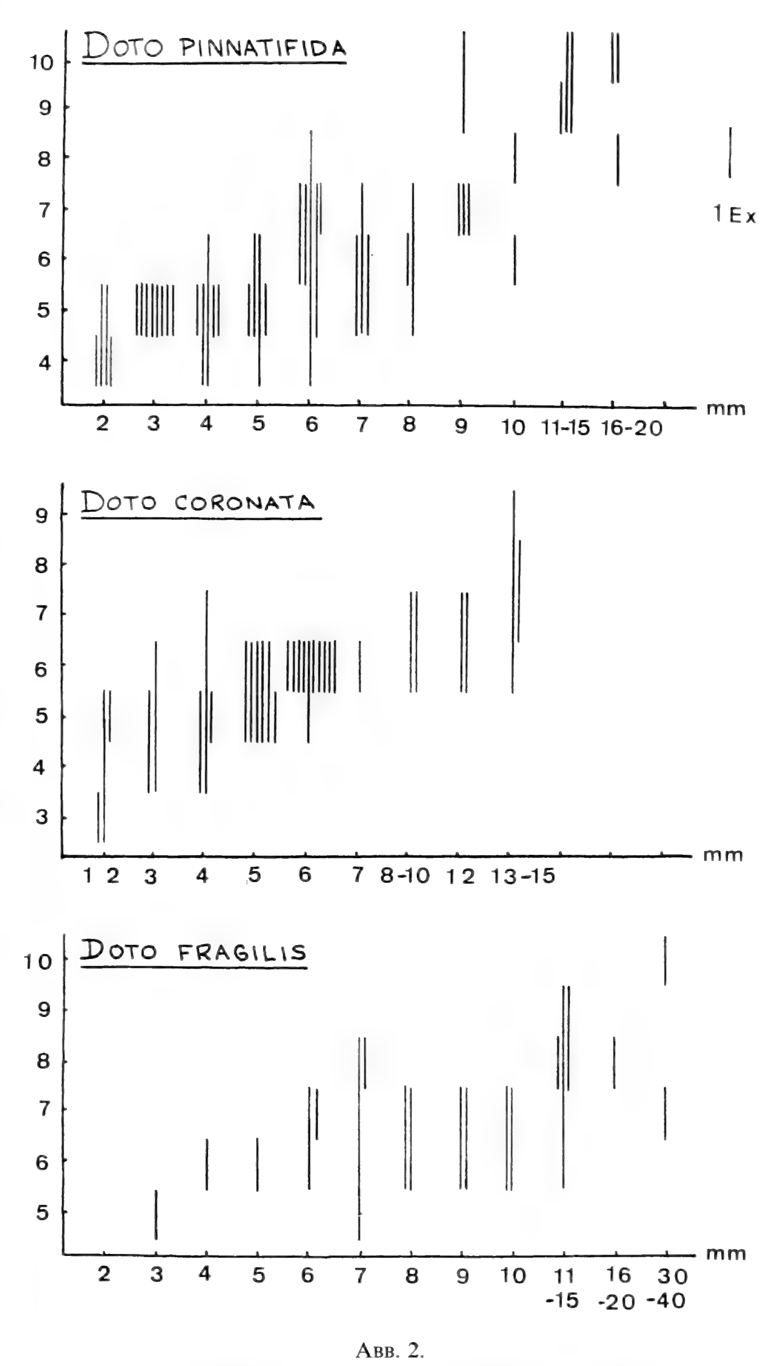


ABB. 2.

Variationsmöglichkeit: Länge des Tieres/Anzahl Kolbenpaare
auf der Abszisse = Anzahl Kolbenpaare

Diagnose: Doto pinnatifida (MONTAGU 1804) (Tafel I, Fig. 1+2).

Sie war für lange Zeit eine umstrittene Art. Verschiedene Autoren massen verschiedenen anatomischen Details Bedeutung zu, welche aber sehr variabel sind.

Von ELIOT (1910) wurde die Art sogar in drei Varianten aufgeteilt *(Var. papillifera, splendida, nigra)*. Die verwendeten Charakteristika beruhen meiner Meinung nach zum Teil auf Altersunterschieden.

Körperform: wie *Doto coronata*. Grundfarbe weiss und halbtransparent bei jungen Exemplaren, gelb in allen Schattierungen bei den Adulten. Manchmal sind auch diese weiss, aber die Gonaden schimmern rötlich. Als eines der sichersten Merkmale können die Körpertuberkel seitlich oder auf dem Rücken betrachtet werden. Sie zeigen meistens einen schwarzen, endständigen Fleck, sind aber nur bei sehr grossen Exemplaren so regelmässig angeordnet, wie ALDER UND HANCOCK (1855) dies abbilden.

Rhinophoren: lang, weiss oder gelblich, speziell an der Basis. Scheide meist nicht stark gelappt und mit glatter Kante.

Kolben: in der Regel sehr schlank, « gestielt », Tuberkel meist deutlich abstehend und mit schwarzen (Odhner: dunkelbraunen) Flecken. Kolben sind bis weit nach hinten verteilt.

Länge: bis 20 mm, mit bis zu 10 Kolbenpaaren. Geschlechtsreife wird mit 6-7 mm erreicht.

Stirnsegel: Rand meist mit dunkelbraunen Flecken besetzt, laterale Lappen, unterschiedlich stark ausgebildete Kante zu den Rhinophoren, meist deutlich und mit dunkelbraunem Fleck.

Futter: Sertularia spec., Aglaophenia spec., Nemertesia antennina.

Diagnose: Doto fragilis (FORBES 1838) (Tafel II, Fig. 2).

Sie ist die grösste der drei Arten, erreicht bis zu 40 mm und hat bis zu 10 Kolbenpaaren. Die Tiere wirken eher gedrungen und sind langsam in den Bewegungen.

Farbe: gelb-bräunlich mit leuchtend weissen Tupfen, teilweise am Fussrand und dem Rand der Rhinophorenscheide entlang. In grösseren Tieren Kolben manchmal weiss gesprenkelt.

Kolben: wirken traubenartig, die gelblichen Tuberkeln, in grösseren Tieren mit dunkelbraunen Ringen, sind regelmässig in zirkulären Reihen angeordnet, haben aber nie einen endständigen Fleck. Die Kolben haben eine grosse, längliche Basis. Die Wehrzellen sind in allen Tuberkeln deutlich durchschimmernd. Ältere Exemplare mit Pseudobranchien.

Rhinophoren: lang, deutlich verjüngt, umgeben von becherförmigen, am Rande gewellten Rhinophorenscheiden. Stehen an der Basis eng zusammen.

Stirnsegel: rundlich an den Seiten, nicht stark vorspringend. Kante von Rhinophor zu Stirnsegelbasis verlaufend.

Futter: meistens auf *Nemertesia antennina*, sehr ähnlich in der Farbe.

Es sind zu wenig kleine und mittelgrosse Exemplare vorhanden, um über den Eintritt der Geschlechtsreife etwas auszusagen.

Pseudobranchienbildung (Abb. 1), (Tab. 3)

Die Vergrösserungen und Verschmelzungen der an der Innenseite der Kolben liegenden Tuberkel werden als Pseudobranchien oder „ gills " bezeichnet. Die Namengebung rührt von der Vorstellung her, dass die Rückenanhänge zur Oberflächenvergrösserung und zur Atmung dienen.

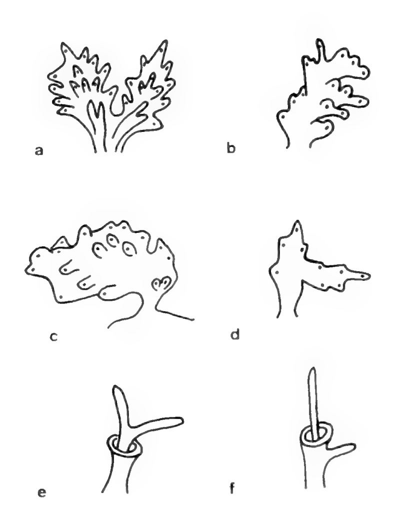
Von einer leichten Vergrösserung eines einzelnen, bis zur Verschmelzung mehrerer Tuberkel, die dann bis zur Kolbenspitze reichen, sind alle Übergänge zu finden. Die „ gills " der rechten und linken Seite können verschieden sein, und von vorne nach hinten ist meistens eine Grössenabnahme zu konstatieren.

TABELLE 3

Pseudobranchien-Bildung

Art	Länge	Anzahl Kolbenpaare	Anzahl Kolbenpaare mit Pseudobranchien
Doto fragilis	bis 9 mm	verschieden	manchmal kleine Andeutungen
	10 mm	7	3 kleine
	12 mm	8	6
	13 mm	7	3
	14 mm	6	5
	14 mm	9	3
	15 mm	8	6
	17 mm	8	5
	ca. 30 mm	7 weit auseinander	7 sehr klein
	40 mm	10	9 grosse
Doto pinnatifida	bei 6 mm	verschieden	2 sehr klein
	10 mm	8	5—6
	12 mm	9	7
	15 mm	9	5
	17 mm	10	7
	20 mm	10	7

Für jede Art gibt es eine kritische Grösse, nach deren Erreichen, wenn die Kolben sehr dicht stehen, Pseudobranchienbildung einsetzen kann. Diese kritische Grösse wird durch die Relation Körperlänge/Anzahl Kolbenpaare bestimmt.



Zudem hängt die Bildung von Pseudobranchien von der Kolbengrösse ab und davon ob sie sich gegenseitig berühren.

Da die Pseudobranchien (allermeist ohne Leberdivertikel) also vorwiegend bei grosser Tieren und starker Kolbenausbildung vorhanden sind, ist die oben genannte Annahme dass sie der Atmung dienen, recht einleuchtend. Als systematische Hilfe sind die Pseudobranchien nicht zu gebrauchen.

Abb. 3.

Missbildungen: a—d an Kolben von *D. pinnatifida* e + f an Rhinophoren von D. *fragilis*. Auch unpaare median stehende Kolben sind anzutreffen. Sie könne sogar mit einem der seitlichen verwachsen sein.

II. NORMAL-HISTOLOGIE

(speziell im Hinblick auf die später zu beschreibenden Regenerationsvorgänge).

Körperepithel :

Das Plasma der Epidermiszellen zeigt Vakuolen mit Stäbchen oder Bläschen die beim lebenden wie beim fixierten Tier zu sehen sind (Abb. 4). Diese „ epider mal vesicles " wurden gerade in neuerer Zeit wieder beschrieben und in ihre Funktion diskutiert (Edmunds 1966, Schmekel 1967). Bei *Doto fragilis* trete diese Strukturen schon am Lebenden deutlich zu Tage, speziell aber nach Vital färbung mit Neutralrot und Brilliantkresylblau. Die Vakuolen sind dann dich gepackt mit stäbchenartigen bis sphärischen Einschlüssen. Die färberische Eigenschaften stimmen mit den von Edmunds genannten überein und lasse nach ihm auf ein Mucoprotein schliessen.

Je nach Grösse des Tieres und nach Individuum ist das Epithel verschiede mächtig und unterschiedlich prägnant ausgebildet. Auf dem Rücken erreicht e bei *Doto pinnatifida* fast die doppelte Höhe verglichen mit den Seitenpartie (45 μ : 24 μ). Ausserdem sind lateral weniger Mucusdrüsen vorhanden und o sind die Zellgrenzen undeutlich (Abb. 5 und 6).

Während am Fuss die Cilienzellen sehr zahlreich zwischen den Mucusdrüse zu finden sind und einen bürstenähnlichen Besatz bilden, stehen die über der Körper verteilten weiter auseinander. Die Epithel-Zellen zeigen einen Mikrc villisaum (Schmekel 1967), der sich in Prenant-Färbung als hellgrüner Rand vo

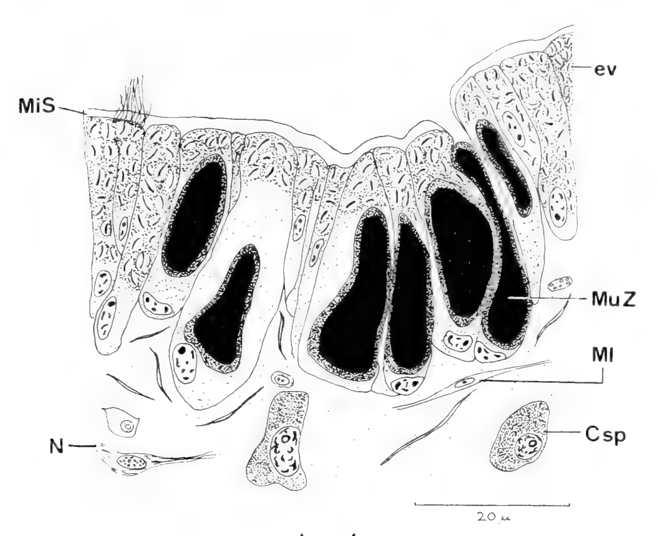


ABB. 4.

Kolbenepithel (D. fragilis)

C. sp. Cellules spéciales, ev. epidermal vesicles (stark ausgeprägt) Ml, Muskelbündel längs, MiS, Mikrovillisaum, MuZ, Mucuszelle, N, Nerv.

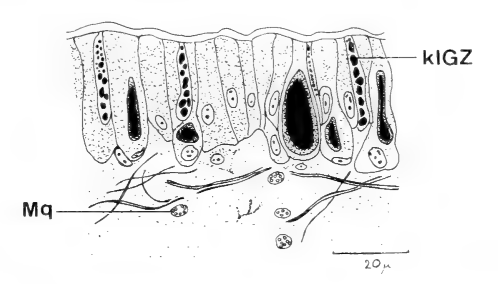


ABB. 5.

Seitliches Körperepithel: *(D. pinnatifida)* kl. GZ, kleine Granuladrüsenzelle, Mg = Muskelbündel quer.

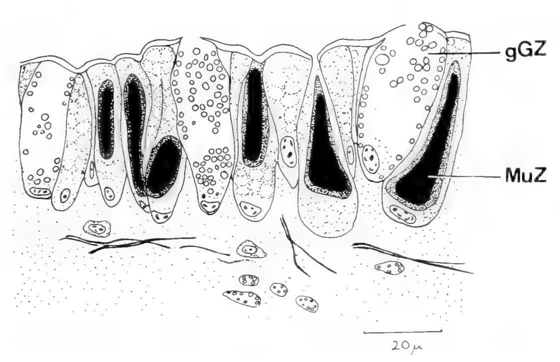


ABB. 6.

Rückenepithel *(D. pinnatifida)*: gGZ, grosse Granuladrüsenzelle, MuZ, Mucusdrüsenzelle.

ca. ½ µ darstellt. Eine Basalmembran ist kaum zu sehen. Sie soll laut elektronenmikroskopischen Befunden (Schmekel 1967) zwischen die Zellen hineingefältelt sein, was nach Clark (1964) der Epidermis grössere Elastizität verleiht.

Drüsen-Zelltypen (Doto pinnatifida) (Tab. 4b, c)

1. *Mucusdrüsen (oder Becherzellen) :* (Abb. 4-6)

Diese stellen den grössten Anteil und finden sich in verschiedenen Sekretionsphasen. Sie haben einen flachen, basal gelegenen Kern. Der Inhalt ist immer ein homogenes Sekret mucopolysaccharider Natur und lässt sich nur mit Einschränkung mit den „ large mucous glands " von Edmunds (1966) bei *Eubranchus* und *Catriona*-Arten vergleichen.

2. *Grosse Granuladrüsenzellen :* (Abb. 6)

Sie sind durchschnittlich breiter als die Mucuszellen und ragen manchmal etwas unter die Epidermis. Die Granula von ca. ½-1 µ Durchmesser liegen dicht gepackt und färben sich mit Osmiumtetroxyd am Rande schwarz; in Prenant-gefärbten Präparaten haben sie ein schwarz-grünliches Aussehen. Auf den histologischen Bildern sind viele Zellen fast leer, bei andern findet sich der Inhalt als Kuppe über die Epidermis vorgewölbt. Sie zeigen Ähnlichkeit mit den „ granular glands " von *Eubranchus pallidus* (Edmunds 1966), obschon in Gestalt verschieden (U-förmig statt birnförmig).

3. *Kleine Granuladrüsenzellen :* (Abb. 5)

Sie liegen oft nur im oberen Teil der Epidermis zwischen den anderen Zellen eingeklemmt. Der Kern ist klein, die Granula (Durchmesser ½-1 µ) färbt sich mit Hämatoxylin schwarz, mit Masson und Azan leuchtend rot.

Doto coronata und *Doto fragilis* lassen die grossen Granuladrüsen vermissen, auch ist der Unterschied zwischen Rücken- und Seitenepithel weniger ausgeprägt.

Körpertuberkel : (Abb. 7, Taf. III, fig. 2)

Diese Gebilde sind artspezifisch für *Doto pinnatifida* und finden sich in unregelmässiger Anordnung lateral und dorsal am Körper. Nur bei ganz grossen Exemplaren bilden sie seitlich eine girlandenähnliche Reihe, wie dies bei Alder und Hancock gezeigt wird. Sie sind zwischen 0,1 und 1 mm hoch; das Epithel ist schmalzellig und enthält nur sehr wenige Mucusdrüsen. Unter und zwischen dem Epithel ist reichlich schwarzes Pigment eingelagert; oft finden sich im Tuberkelbindegewebe ein bis zwei „ Wehrzellen ".

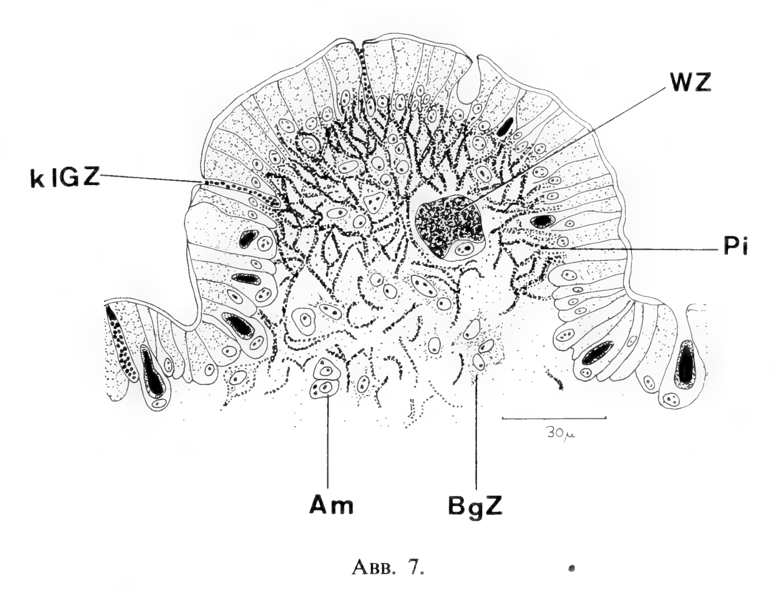


ABB. 7.

Körpertuberkel *(D. pinnatifida)*: klGZ, kleine Granuladrüsenzelle, Am, Amoebozyt, BgZ, Bindegewebezellen, Pi, Pigmentschnüre, WZ, Wehrzellen.

Kolben (Abb. 8)

Epithel:

Bei Lebendbeobachtungen lassen sich die heftig schlagenden Cilien deutlich erkennen, wobei die Schlagrichtung nach der Kolbenspitze hin gerichtet ist. Auch bei *Doto* zeigen die Cilienzellen die von EDMUNDS (1966) beschriebenen Wurzel-Fibrillen, die von den Basalgranula zum Nucleus resp. der Basis laufen. Die anderen Zellen weisen wieder den Microvillisaum auf.

Die wabige Struktur des Plasmas ist auch hier mit den „vesicles" und deren granula-ähnlichem Inhalt versehen. Sie ist bei *Doto fragilis* speziell in den Beugestellen der Tuberkel ausgebildet.

An Epitheldrüsen sind bei *Doto pinnatifida* die S. 250 erwähnten Typen vorhanden (Abb. 4-6). Alle drei fehlen in den zentralen Partien der Tuberkelspitzen fast vollständig. Statt dessen stehen nichtdrüsige Epithelzellen sehr dicht.

Bei *Doto fragilis* und *Doto coronata* finden sich neben den häufigen Mucusdrüsen und den seltenen kleinen Granuladrüsen in den Tuberkelspitzen gehäuft meist noch sogenannte „Kalkzellen" (Abb. 9). Ihre Zahl ist von Kolben zu Kolben sehr variabel. Vereinzelte finden sich in den Rhinophorenscheiden.

Diese Zellen wurden schon von VAYSSIÈRE (1888) bei *Doto cinerea* erwähnt und gezeichnet, und gingen als „cellules urticantes" oder „Kalkzellen" in die Literatur ein.

Unter dem Polarisationsmikroskop wird deutlich, dass der Zellinhalt beim noch aktiven, abgezupften Kolben aus stark doppelbrechenden, leuchtend weiss-gelben Stäbchen besteht (KZ 1).

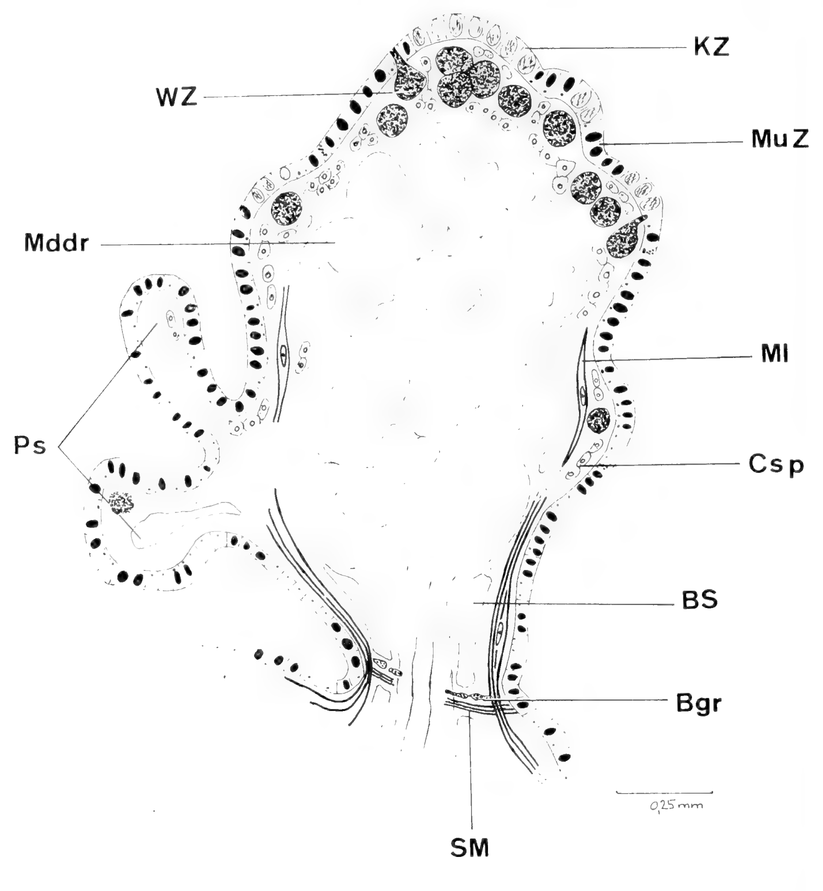


Abb. 8.

Schema eines Doto-Kolbens: Bgr, Basisgranulaschicht, BS, Blutsinus, C.sp., cellules spéciales KZ, " Kalkzellen „ MuZ, Mucusdrüsenzellen, Md'dr, Mitteldarmdrüse, Ps, Pseudobranchien SM, Sphinktermuskel, WZ, Wehrzellen, Ml, Muskelbündellängs.

Einige Drüsen werden sofort entleert, wobei die Kristalle zerbröckeln und die doppelbrechende Wirkung aufhört. Nach einigen Minuten zerfällt aber auch der Inhalt von nicht entleerten Zellen mit dem gleichen Effekt. Dies erklärt, weshalb im Schnittbild neben gelb-granulagefüllten Zellen (= Stäbchen geschrumpft und zusammengeklebt bei Helly-Fixierung) (KZ 2) in der gleichen Zone auch solche mit feinkörnigem Inhalt, die sich färberisch ganz anders verhalten (KZ 3), anzutreffen sind.

Diese „ Kalkzellen " sind nach säurehaltigen Fixationen (Bouin, FAE) fast leer, nach Helly jedoch gut erhalten. Dies lässt an Kalk denken, jedoch verliefen alle Kalknachweise negativ (Tab. 4a). Da die Aussenseite der Stäbchen sich mit Osmium schwärzt, könnte es sich vielleicht um ein maskiertes Calcium handeln. Auch ist bekannt, dass Calciumoxalat mit Nuclear Fast Red keine Reaktion ergibt.

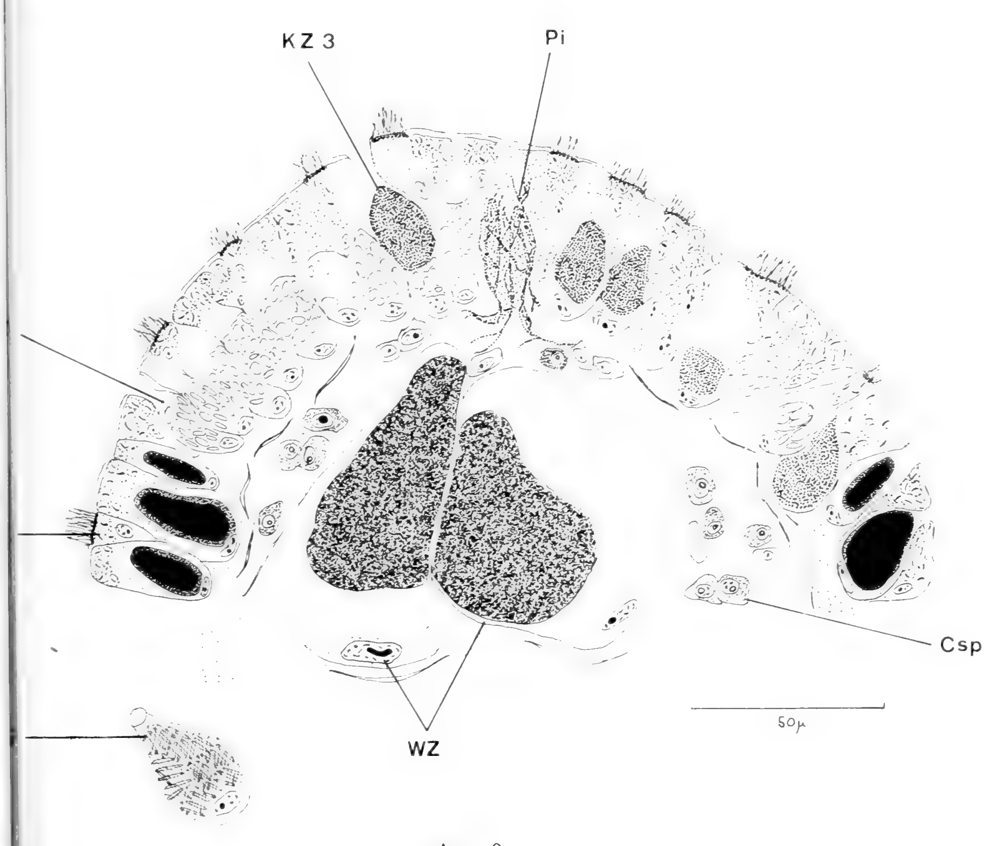


Abb. 9.

Kolbenspitze *(D. coronata)*: CiZ, Cilienzellen, C.sp., cellules spéciales, KZ, " Kalkzellen „ (1) im lebenden Kolben dicht gefüllt mit dünnen Stäbchen, (2) nach Fixation mit Helly, Stäbchen zusammengeballt, (3) Stäbchen bereits vor dem Fixieren zerfallen. WZ, Wehrzellen, Pi = Pigment.

Mitteldarmdrüse (= „ Leber ")

Die Mitteldarmdrüse, die im Körperinnern nur als dünner Schlauch mit pleichartigen, niedrigen Zellen verläuft, dehnt sich in den Kolben zu traubenartigen Gebilden aus. Das Lebervolumen in den Kolben, bei *Doto fragilis* relativ am kleinsten, wechselt von Tier zu Tier, ja von Kolben zu Kolben. Im einen

TABELLE 4

a : „Kalkzellen" (Doto coronata und Doto fragilis)

Nuclear Fast Red Alizarinrot Eriochrom black von Kossa Gallaminblau	Toluidinblau pH 2,7-3,5	Hexaminsilber für Harnsäure	Guanin- Murexidtest	Wright stain (Polychromes Methylenblau)	Osmium (Lewitsky)	NaOH 1n für Guanin
negativ, d. h. durch Fixierung gelbe Granula liegt unverändert vor	Ränder leicht blau tingiert	negativ	negativ durch Säure alles herausgelöst	dunkelblau bis grünlich	schwärzt Ränder	löst Kristalle nicht

b : Mucus- oder Becherzellen (alle drei Arten)

Toluidinblau (Metachromasia)	Alcianblau	PAS	Solochrom- Cyanid-acid	Hale's dialised Iron	Aldehyd- Fuchsin
blau, selten leicht rötlich	junge Stadien: hell-blau, alte Stadien: negativ, Doto fragilis: blau-grün	stark rot-violett	stark rot-violett	junge Stadien: blau; alte Stadien: gelb-grün	rot

c : Grosse Granuladrüsen (Doto pinnatifida)

Toluidinblau	Alcianblau	PAS	Aldehyd-Fuchsin	Osmium-Fixierung
blau	negativ	ungefärbt	stark dunkelrot	Granula mit schwarzer Aussenwand

Fall wird das umgebende Bindegewebe ganz nahe an das Epithel gedrückt, im andern nimmt die Leber nur gerade die zentrale Partie ein. Während bei 1½-4 mm grossen Tieren, die sich stark im Wachstum befinden, einige Mitosen im Mitteldarm zu entdecken sind, ist dies bei grösseren Tieren erst nach Colchizinexperimenten wieder möglich. Sobald die Mitteldarm-drüse in den Kolben übergeht, wird ihr Lumen eingeengt durch die jetzt keulenförmigen, vorspringenden Zellen. Die Zellgrenzen sind jeweils schwer zu sehen.

Für fast alle in der Literatur beschriebenen Opisthobranchierarten werden mehrere Zelltypen angegeben, wobei nicht immer klar herausgestellt wird, ob es sich um verschiedene Typen handelt, oder ob die Unterschiede durch sich ändernde, physiologische Zustände bedingt sind. Letzteres gilt besonders für die unklaren Angaben von Starmühlner (1956) über *Doto coronata.*

Aus meinen Präparaten möchte ich folgendes schliessen:

Es sind vorhanden:

a) ein embryonaler Zelltyp mit grossem, stark basophilem Kern und wenig Plasma.

b) ein Zelltyp mit einem sehr grossem Einschluss in einer Vakuole.

c) normale Verdauungszellen mit vielen Vakuolen, oft mit osmiophilem Inhalt.

d) eine Zellvariante, die durch extrem grossen Kern hervorsticht.

Diese Typen sind wohl morphologisch unterscheidbar, zuweilen mit Schwierigkeiten; es ist aber lichtmikroskopisch nicht abzuklären, wie weit die funktionell bedingte Verschiedenheit geht. Nur an wenigen Stellen sind Cilien zu sehen.

Muskulatur :

Von der eigentlichen Körpermuskulatur ziehen Muskelstränge in die Kolben. Starke Anteile laufen zentral zwischen den Mitteldarmfollikeln oder der Epidermis entlang. Auf Kolbenanschnitten sind die mehr peripher gelegenen Ringmuskelfasern gut zu sehen. Sie sind an der Kolbenbasis besonders ausgeprägt und ermöglichen den Kolbenabwurf.

Bindegewebe :

Neben Leber und Muskulatur ist der Kolben mit Bindegewebe angefüllt. Dieses ist ein von Bluträumen durchzogenes, spongiöses Gewebe aus Grundsubstanz und kollagenen Elementen. Zum Bindegewebe gehören auch die Amoebozyten.

Während Fauré-Frémiet (1927) die Amoebozyten als „ cellules conjonctives stables ou passives “ bezeichnet, definiert Haughton (1934) das Bindegewebe als „ phagocytes in resting state “. Die Möglichkeit einer Reversibilität zwischen

Bindegewebe und freien Blutzellen oder Amoebozyten wird auch von GATENBY UND HILL (1934) bei *Helix* anhand von Gewebekulturen postuliert.

Amoebozyten (oder Blutzellen)

Allgemeines:

Es fehlt nicht an zahlreichen Versuchen, Bluttypen und Amoebozyten (letzterer Ausdruck wird oft nicht identisch gesetzt mit dem der Blutzellen) bei Invertebraten zu beschreiben und die verschiedenen Formen zu homologisieren. Die Zellen sind äusserst empfindlich, und bei noch so sorgfältiger Behandlung werden Form und Verhalten jeweils verändert. So verwundert es nicht, dass kaum ein Autor seine Beobachtungen mit denjenigen anderer Bearbeiter der gleichen Gruppe zur Deckung bringen konnte und deshalb neue Namen schuf (Tab. 5). Verschiedentlich wurde versucht, etwas Ordnung in dieses Chaos zu bringen (u. a. FAURÉ-FRÉMIET 1927, GEORGE 1941, WAGGE 1955). WAGGE unternimmt es, Resultate und deren Interpretationen erstens für Lamellibranchier im speziellen und zweitens die Rolle der Amoebozyten während der Schalenregeneration bei Mollusken im allgemeinen zu erklären.

Als Kriterien für die Beurteilung der Blutzellen werden genannt:

Färbbarkeit des Plasmas und dessen Einschlüsse,
Färbbarkeit des Kernes und dessen Granulation,
Vorhandensein von Pseudopodien,
Phagozytosetätigkeit,
Amoeboides Verhalten.

In der Namengebung spiegelt sich jeweils wieder, welchen Aspekt der Autor für wichtig erachtet. In den letzten Jahren zeichnet sich bei den meisten Bearbeitern die Tendenz ab, eine Einigung auf ganz wenige Zelltypen, die sich auch auseinander entwickeln, zu erreichen, wie dies schon KOLLMANN (1908) versucht. Über die Reihenfolge dieser Entwicklung herrscht aber noch grosse Unklarheit.

Die Einschränkung auf wenige Typen wird auch bei andern Gruppen angestrebt, so TONEY (1958) für *Crustaceen*, ENDEAN (1958) für *Holothurien*, FREEMAN (1964) für die *Tunicaten*. Über die Herkunft haben wir bei *Helix* dank Gewebezuchten einige Angaben, wonach bei der Bildung der Amoebozyten in erster Linie das Bindegewebe des Mantels, daneben auch dessen Epithel beteiligt ist. Für einige *Doridier* werden die Lymphorgane, resp. „Blutdrüsen" genannt (CUENOT 1914). MILLOT (1937) hat auch die Entstehung von Amoebozyten im Darmepithel von *Joruna* beobachtet. Bei *Aeolidiern* ist nichts bekannt.

Für die Vermehrung der Blutzellen wird von vielen Autoren Amitose angegeben. Teilweise wurde dieser Schluss gezogen, weil nirgends Mitosen gesehen wurden, andererseits aber auf Befunden von Amitosen basierend (z. B. Gewebe-

TABELLE 5

Amoebocyten (Zusammenstellung aus der Literatur)

Jahr	Autor	Art	Bezeichnungen
1896	HECHT	Nudibranchier	1) Amoebocyten, 2) cellules excrétrices du tissu conjonctif = speziell grosse Amoebocyten = Leydig'sche Zellen.
1898	MONTGOMERY T.	*Doto*	freie Mesenchymzellen mit Funktion von Blutzellen. Nur im Bindegewebe, einzeln oder in Gruppen.
1915	ZUCCO-CUCAGNA-NUSBAUM	*Placida dendritica*	Leucocyten = Wanderzellen, freie Bindegewebszellen (stark verästelt).
1929	LABBÉ A.	*Rostanga*	freie Bindegewebszellen = Leucocyten oder Amoebocyten, eigentliche Blutzellen und Bindegewebselemente sind nicht auseinander zu halten. Letztere auch Ausgangselemente für Skleroblasten.
1937	BABA K.	*Okadaia elegans*	Amoebocyten aus dem Blut mit Pseudopodien, erwähnt Plasmazellen des Bindegewebes. Zusammenhang unklar.
1937a 1937b	MILLOT N.	*Jorunna tomentosa* *Doridier*	Phagocyten = Amoeboid cells (Darm und Mitteldarmdrüse). Wandering cells grösser als Lymphocyten. Erstere bilden einen Spezialtyp von Blutzellen und sind exkretorisch.
1938/39	FRETTER V.	Tectibranchier	Amoebocyten, 6–12 μ teilweise mit Pseudopodien und Vakuolen, im ganzen Verdauungstrakt, Bindegewebe und in den Bluträumen.
1939	HOFFMANN H.	Opisthobranchier	zitiert von verschiedenen Autoren: Blasenzellen, Leydig'sche Zellen, Plasmazellen, Blutzellen, keine genauen Definitionen und Zusammenhänge zu sehen.
1946	LIEBMANN E.	*Doris tuberculata*	betrachtet die von Cuénot beschriebenen signet-ring oder droplet cells als Trephocyten.
1953	FORREST J.	*Doridier*	Amoebocyten generell erwähnt und ihre Rolle bei der Verdauung.

kulturen). CUÉNOT (1914), KOLLMANN (1908) und FRETTER (1939) weisen Mitosen nach, wobei aber die Möglichkeit amitotischer Teilung keineswegs abgelehnt wird.

Verschiedentlich wurde darauf hingewiesen, dass beim Zusammenballen der Amoebozyten nicht von Koagulation oder Agglutination gesprochen werden sollte. Es handle sich lediglich um ein mechanisches Verkleben oder Verflechten der Pseudopodien, (DUNDEE 1953), eine Art Netzformung. Andere Korpuskeln sollen darin hängenbleiben (TAKATSUKI 1934).

Eigene Beobachtungen (Abb. 10a-c)

Ich benütze eine für Blutzellen weitgefasste Einteilung, ganz ähnlich derjenigen von GEORGE (1941). Diese erlaubt, die gefundenen Typen in drei Gruppen unterzubringen, wobei die Plastizität der Formen sehr gross ist.

1. Der Grundtyp mit grossem, meist kugeligem Kern, manchmal mit Nucleoli und wenig homogen gefärbtem, hyalinem Plasma (4-6 μ). Ich möchte ihn in Anlehnung an andere Autoren *Lymphozyt I* nennen. Dieser Typ ist identisch mit den oft erwähnten Leucozyten I. Manchmal sind kleine Pseudopodien zu sehen.
2. Zweiter Typ, grösser als der Grundtyp (ohne Pseudopodien 6-15 μ) phagozytotisch tätig, um Fremdkörper oder beschädigtes Gewebe wegzuräumen = *Phagozyt oder Lymphozyt II.*
3. Dritter Typ: unterschiedlich spezialisierte Zellen, mit Granula oder Vakuolen, die sehr wahrscheinlich Enzyme und Exkrete enthalten. Sie sind den Leydig'schen Zellen oder Blasenzellen (HOFFMANN 1939) gleichzusetzen = eigentlicher Amoebozyt (ohne Pseudopodien 20-25 μ).

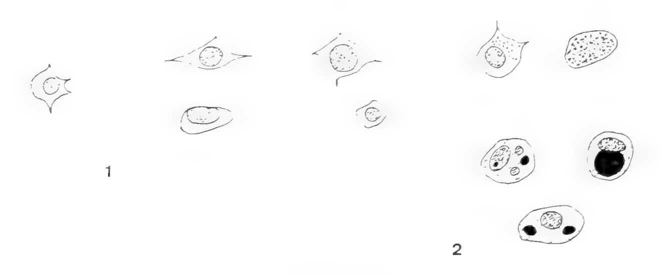


ABB. 10*a*.

1, Lymphozyten I
2, Übergangsstadien zu Lymphozyten II (Phagozyten) mit aufgenommenem Trypanblau oder je nach Färbung verschieden getönten Einschlüssen.

Als Sammelnamen für alle drei Gattungen verwende ich den Namen Amoebozyten oder Blutzellen. In den Schnittserien finden sich alle möglichen, nicht einstufbaren Übergangsformen.

Bei Entnahme von Körperflüssigkeit (1-2 Tropfen sind möglich!) aus der Buccalgegend findet man den Typ 1 nur sehr selten, er haftet wohl meist im Bindegewebe und zwischen den Organen. Dagegen erhält man vorwiegend Lymphozyten II mit langen Pseudopodien und den Typ 3.

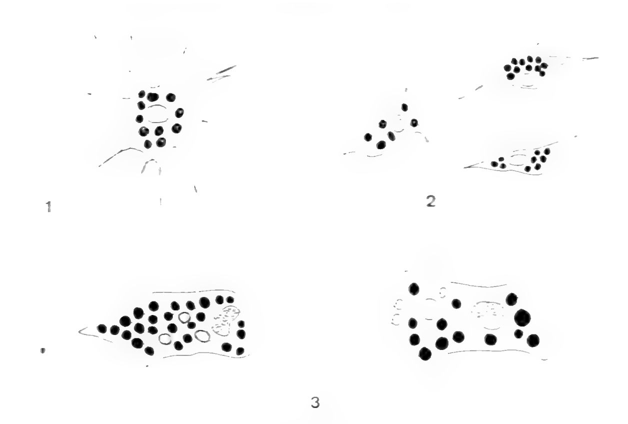


ABB. 10*b*.

1 Lymphozyt II, supravitalgefärbt, Neutralrote Einschlüsse
2 Lymphozyten II, Schnittpräparate, Einschlüsse nach Solochrom leuchtend rot, nach Toluidinblau blau-grün.
3 Amoebozyt (III) mit Vakuolen, nach Masson Einschlüsse rot und grün, nach PAS oft positiv.

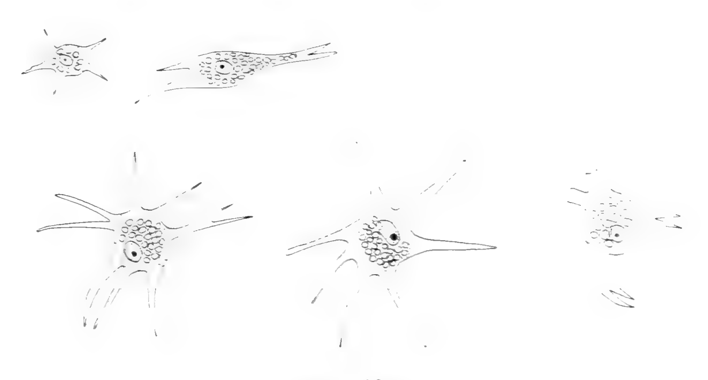


ABB. 10*c*.

Lymphozyten II (Phasenkontrast, lebend)
Kern leuchtend weiss, Nucleolus dunkel, Einschlüsse im pos. Phasenkontrast braun, im negativen rot und blau.

Die Formen von Lymphozyten II können ganz verschieden sein (Abb. 10b+c). Im negativen Phasenkontrast leuchtet der Kern weiss mit dunklem Nucleolus. Im Plasma finden sich Vakuolen oder Einschlüsse bis max. 3 μ Durchmesser, die blau oder rot-braun wirken.

Bei Supravitalfärbungen nehmen die Vakuolen die verschiedenen Farben auf (Neutralrot/Janusgrün) und der Kern ist kaum mehr zu sehen.

Einige Amoebozyten sind auffällig mit braunen sphärischen Gebilden bepackt, die oft aus dem Zytoplasma entlassen werden.

Betrachten wir Typ II und III in den Schnittserien, so finden wir je nach Färbung die Einschlüsse ganz verschieden getönt: nach Osmiumfixierung zeigt sich ein schwarzer Inhalt, nach Solochrom haben wir rot bis rötlich-gelbe Tropfen, die zuweilen die ganzen Zellen füllen. In den Kolben nahe der Mitteldarmdrüse finden wir besonders viele dieser Zellen. Im Anschluss an die PAS-Reaktion für den Glykogennachweis sind in einzelnen Amoebozyten positive Anzeichen vorhanden. In den beschriebenen Färbungen treffen wir die gleichen Einschlüsse auch in der Mitteldarmdrüse an, was auf zeitweiligen Kontakt und Stoffaustausch zwischen diesen beiden Gewebetypen hinweist.

Bei Toluidinblaufärbung (Kontrolle im Wasser) sind die Einschlüsse der Amoebozyten blau, positiv metachromatisch rot oder negativ grün angefärbt. Das Plasma ist blau, der Kern dunkelblau.

Nach Trypanblau-Injektion findet sich eine erhöhte Anzahl Phagozyten von kleiner Gestalt, fast noch Lymphozyten I. Diese sind öfters dicht mit Farbkörnern bepackt, sodass der Kern kaum mehr zu sehen ist.

Pigment :

Bei *Doto pinnatifida* und *coronata* wird die dunkle Fleckung durch eng am Epithel anliegende und auch zwischen dessen Zellen eindringende Ansammlungen von braunem und schwarzem Pigment hervorgerufen. Vereinzelte Pigmentgruppen können im tieferen Bindegewebe und auch in der Pericardwand liegen. Meist ist das Pigment nur als fadenförmige Kette zu sehen. Nur an wenigen Stellen, und insbesondere bei jungen Tieren ist die eigentliche Zellform erkennbar: schmale Zellen mit vielen langen Ausläufern, deren Granula auf Grund der Nachweise mit der Schmorl- und Nilblaumethode als Melanin einzustufen sind. Die Granulagrösse geht nicht über 1 μ.

Basis-Granulaschicht (Abb. 11) (Tafel III, fig. 3)

Diese schon von Hecht (1896) erwähnte Schicht ist je nach Tier verschieden mächtig ausgebildet, liegt an der Kolbenbasis und erlaubt den Durchtritt von Muskeln, Nerven und Mitteldarmdrüse. Die Bindegewebszellen sind langgestreckt oder verästelt und enthalten unterschiedlich grosse Granula. Über färberische Besonderheiten gibt die Tabelle 6 einige Hinweise; eine endgültige Aussage über die chemische Natur dieser Granula ist noch nicht möglich, doch deuten die Farbreaktionen auf ein basisches Protein. Es handelt sich sehr wahrscheinlich um Bindegewebe mit angehäuften Exkretprodukten, wie sie bei Cuénot

(1891) für Mollusken und bei BRADBURY (1957) für Egel als „ kidney of accumulation " bezeichnet wurden. Diese „ Speicherniere " ist wohl auch den von AGERSBORG (1923) für *Melibe leonina* beschriebenen und abgebildeten „ granular connective-tissue cells " gleichzusetzen.

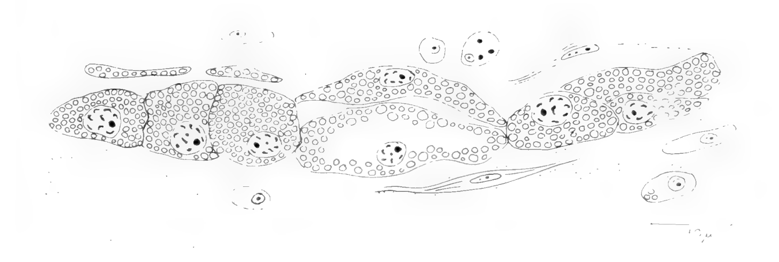


ABB. 11.

Ausschnitt aus einer Basis-Granulaschicht: Zellen mit unterschiedlichem Gehalt an Granula.

TABELLE 6

Reaktionen des Basis-Granulaschicht

	Azan	Solochrom	Lipofuscin	Gallocyanin S'fuchsin	PAS	Methylen-blau
Kern	rot	blau	—	dunkel-blau	—	blau
Granula	rot-orange	dunkel-rot	negativ	rot	negativ	negativ

Wehrzellen (Abb. 12) (Taf. III, fig. 1)

Im Bindegewebe der Kolben, zwischen Epithel und Mitteldarmdrüse, finden ich in den Tuberkeln opak-weisse, rundliche Drüsenzellen, sog. „ Wehrzellen ". Auch hier ist die Variation in Zahl und Grösse von Kolben zu Kolben beträchtlich. Der Kern ist gross, mit meist deutlichem Nucleolus und dichter Granuierung. Ein kleiner Plasmarest ist um den peripher gelegenen Kern und bei üngeren Stadien entlang der Zellwand zu sehen. Die Zelle ist von Bindegewebe nd Muskulatur umgeben, und Nervenäste sind in unmittelbarer Umgebung zu ehen. Ein Ausführgang durch das Epithel ist auf den Schnitten öfters anzureffen.

Von vielen Autoren werden die für *Doto* so typischen und auffallenden Zellen erwähnt, u. a. auch von VAYSSIÈRE (1885) und TRINCHESE (1872). Ersterer beschreibt, wie sich die Drüsen unter Druck entleeren, indem der Inhalt durch einen Ausführgang austritt und wurmförmige Gestalt annimmt. VAYSSIÈRE beschreibt eine feine Membran um diesen ausfliessenden Zellinhalt, was von anderen Autoren schon angezweifelt wurde, und auch meinerseits nicht nachgewiesen werden konnte.

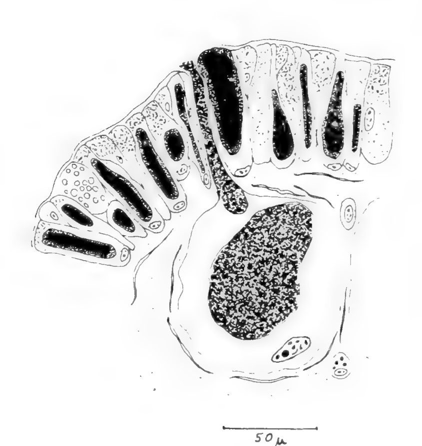


ABB. 12.

Wehrzellen (mit geschrumpftem Inhalt) und Ausführgang durch das Epithel.

Am lebenden Kolben wurden „ Wehrzellen" herauspräpariert und deren Verhalten gegenüber verschiedenen Chemikalien beobachtet (Tab. 7).

TABELLE 7

Löslichkeitstabelle für Wehrzellen

	Wehrzellen-Inhalt löst sich:			
Zu isolierter Wehrzelle wurde 1 ccm Meerwasser + 1 Tropfen folgender Lösung gegeben:	sofort	langsam	nur teilweise	gar nicht
5 % H_2SO_4	+++			
Eisessig	+++			
HCl 1n	+++			
Isolierte Wehrzelle wurde in folgende reine Lösungen gegeben:				
60 % Alkohol		+++		
100 % Alkohol	++			
Benzol			++	
Formol				+
Helly			+	+

Durch Osmiumfixation werden die „ Wehrzellen “ braun bis schwarz ge-
färbt, und an Zupfpräparaten wurden einige Nachweise für Fette erbracht (Tab. 8 und 9). Aus diesen Daten ergibt sich, dass die Drüsen ungesättigte Fettsäuren enthalten.

Über ihre Funktion kann nichts ausgesagt werden, d. h. es muss offenbleiben, ob der Name „ Wehrzellen “ (Hecht 1896) zu Recht besteht.

Für andere Arten mit ähnlichen Drüsengruppen ist es beim heutigen Stand der Untersuchung verfrüht, Parallelen zu ziehen. Dies gilt vor allem für die mehrzelligen „ odiferous glands “ bei *Melibe* (Agersborg 1923) oder die „ Wehrdrüsen “ bei *Euphurus* (Hecht 1896). Die Genese der Wehrzellen wird im Kapitel Regeneration behandelt (Abb. 25).

Bei *Doto* befindet sich der allergrösste Anteil der Mitteldarmdrüse in den Cerata. Andere *Dendronotaceen* weisen in den frühen Jugendstadien einen Drüsenast in den Kolben auf. Somit ist die Annahme von Hoffmann (1939), dass die Nesselsäcke wegen des Fehlens der „ Leber “ in den Kolben sich nicht entwickeln konnten, unrichtig.

Cellules spéciales (Abb. 13)

(„ Cellules énigmatiques “ oder „ special connective tissue cells “.)

Allgemeines :

Unter diesen Namen finden sich in der Literatur über *Nudibranchier* immer wieder Beschreibungen von Zellen oder Zellgruppen mit dunkelgefärbtem Plasma, grossem Kern und Nucleolus, die vor allem in den Kolben, selten im Körper anzutreffen sind. Für ihre Funktion ist bis jetzt keine eindeutige Erklärung möglich. Zudem ist es sehr fraglich, ob diese Zellen alle miteinander verglichen werden dürfen. Da Edmunds (1966) eine Zusammenstellung der Autoren, die solche Elemente anführen, gibt, will ich mich hier auf Ergänzungen und die Deutungsversuche konzentrieren.

Krembzow (1902) erwähnt für *Eubranchus exiguus* und *Fiona nobilis* derartige Zellen und nimmt eine entodermale Abstammung aus der Mitteldarmdrüse an.

Evans (1922) weist in seiner bekannten Arbeit als erster auf einen Zusammenhang zwischen Ernährung und Aussehen der „ special connective tissue cells “ hin. Sie dienen als eine Art Speicherorgan im Falle von *Calma*.

Hecht (1896) zitiert diejenigen Autoren, die versuchten bei Doto-Arten die auffälligen Zellen zu interpretieren:

Doto coronata : TRINCHESE: mucus unicellulaire. HERDMAN: cellules glandulaires.

Doto cinerea : VAYSSIÈRE: glandes unicellulaires.

TABELLE 8

Fettnachweise an Wehrzellen

	Osmium (Lewitsky)	Nilblausulfat 0.5% aq.	Rhodamin B 1% aq.	Sudan schwarz	Sudan IV
Zell-Inhalt	schwarz-braun	rosa bis rot	rot	dunkel-blau	rötlich

TABELLE 9

Wehrzellen: Reaktionen auf verschiedene Färbungen

	PAS (Glykogen)	Sakaguchi (Arginin)	Toluidin-blau	Solochrom-cyanin	Wright stain	Methylgrün-Pyronin (während der Genese)
Kern	—	rot (positiv)	dunkelblau	rötlich mit blauer Granula	dunkelblau	dunkelblau
Nucleolus	—	—	hellblau	rot	farblos	rot (gross)
Inhalt	negativ	negativ	farblos bis rötlich	junge Stadien: blau, ältere Stadien: negativ	junge Stadien: dunkelblau, ältere Stadien: negativ bis hellblau	Plasma: stark rot Sekret: farblos

Sie werden also von allen früheren Autoren als Drüsen angesehen. HECHT selbst, der *Doto coronata* untersuchte, weist die Idee einer drüsigen Funktion zurück, da er nie Ausführgänge oder Sekretion nachweisen konnte.

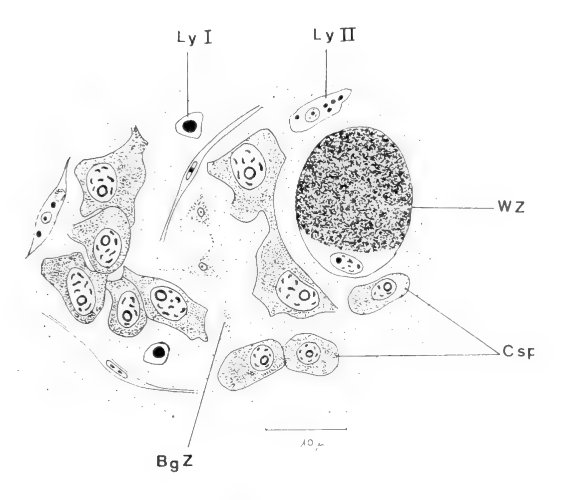


ABB. 13.

Kolbengewebe von D. *coronata*. BgZ, Bindegewebezellen, C. sp., cellules spéciales oft mit bizzaren Formen und zusammenhängend, LyI, Lymphozyt I, LyII, Lymphozyt II, WZ, Wehrzelle.

Dies gilt für eine ganze Reihe von *Aeoidiern* nicht, wie EDMUNDS (1966) zeigte, der bei manchen Arten Ausführgänge feststellte *(Eubranchus farrani)*, und oft auch starken Glykogengehalt dieser Zellen. HECHT's Zögern, ob es sich um Nerven handeln könnte, wird uns noch beschäftigen. In seiner Studie über Nucleoli beschreibt MONTGOMERY (1898) die „cellules spéciales". Er reiht sie unter die freien Mesenchymzellen mit der Funktion von Blutkorpuskeln ein.

HOFFMANN (1939) versucht alle die verschiedenen Spezialzellen als Blasen- oder Speicherzellen mesodermaler Herkunft zusammenzufassen.

Eigene Beobachtungen :

Auffällig sind in den Schnittbildern sehr dicht liegende, stark angefärbte Zellen zwischen Leber und Epithel und um die distal liegenden „Wehrzellen". Bei *Doto fragilis*, wo die Füllung der Kolben mit Leber weniger stark ist, sind sie etwas lockerer und vereinzelt gelagert, bei den andern zwei Arten meist stark massiert und zu Gruppen oder Reihen aneinander gepresst. Die Unterschiede sind von Tier zu Tier beträchtlich. Diese „cellules spéciales" können fast polyedrisch, oft aber sehr unregelmässig geformt sein, was es auch so schwierig macht, sie von den dazwischen verlaufenden Nerven und Nervenplexus eindeutig zu unterscheiden. HECHT (1896) hat die Nerven im Kolben gar nicht erwähnt, aber

im Zusammenhang mit den „cellules spéciales" doch gezögert, ob es sich um solche handeln könnte. Er kam zu einer negativen Antwort. Selbst nach vielen verschiedenen Färbungen ist es oft schwierig, die beiden Zellsorten auseinanderzuhalten.

Zwischen die „cellules spéciales" und die Nerven gemengt, erscheinen noch die grossen Amoebozyten, die aber wegen der deutlichen Einschlüsse leicht zu erkennen sind. Ein Ausführgang wurde bei den „cellules spéciales" der *Dotoidae* nie festgestellt. Auch konnte keine Sekretion beobachtet werden. Das Plasma färbt sich auffällig stark, enthält aber kein Glykogen, sondern ist reich an RNS (Tab. 10). Der argininhaltige Kern enthält 1-2 deutliche Nucleoli. Erfassbare Veränderungen kann ich keine angeben, nur das Faktum, dass ältere, wohl ausgebildete Kolben in der Regel „cellules spéciales" in wesentlich grösserer Zahl beherbergen.

Subepitheliale Drüsen (nur bei *Doto fragilis*) (Abb. 14)

Unter dem Epithel am Genitalporus und in der Afterpapille liegen grosse einzellige Drüsen. Sie heben sich vom umliegenden Bindegewebe nicht sehr deutlich ab. Die Zellwand ist dünn, der Inhalt homogen und nach Prenant-Färbung grün. Der Kern liegt peripher und ist granuliert.

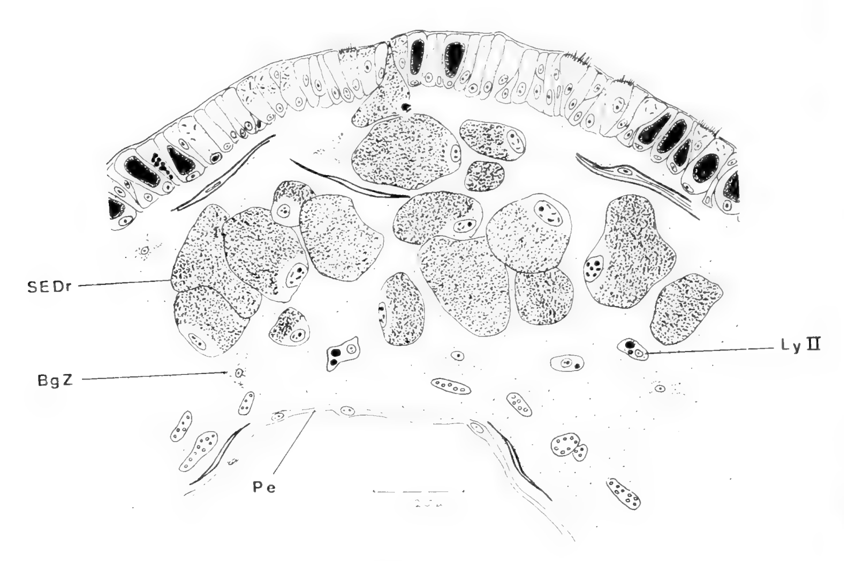


ABB. 14.

Subepitheliale Drüsen, SEDr, eine mit Ausführgang *(D. fragilis)*, Rückenpartie zwischen Epidermis und Pericard (Pe). BgZ, Bindegewebezellen, LyII, Lymphozyt II.

Derselbe Zelltypus findet sich auch über dem Pericard und über dem anschliessenden dorsalen Gefäss. In der Rückenhaut fehlen über diesen Regionen

TABELLE 10

Reaktionen der „cellules spéciales"

Zell-Bestandteil	Prenant	Masson	Azan	Toluidin-blau	Wright stain	Lipofuscin-Nachweis
Plasma	grau-blau	dicht grau-blau	rötlich-braun	dunkelblau violett	dunkelblau schollig	negativ
Kern	rot-violett bis schwarz	braun-schwarz	rot	dunkelblau granuliert	dunkelblau	—
Nucleolus	schwarz	bräunlich	leuchtend hellrot	hellblau	hellblau	—

Zell-Bestandteil	PAS	Best'sches Carmin	Sakaguchi (Arginin)	Methylgrün Pyronin	Gallocyanin	Solochrom-cyanin RS
Plasma	negativ	negativ bis schwach positiv	negativ	stark rot-violett	grau-blau	stark rot- und blau-violett
Kern	—	—	sehr stark positiv (rot)	blau-granuliert	dunkelblau-granuliert	blau, blau-violett
Nucleolus	—	—	schwach rötlich	rötlich	farblos	rötlich bis stark rot

die Mucusdrüsen fast vollständig, wie auch im Genitalgebiet, wo grosse Cilienbüschel auffallen, aber fast keine Mucusdrüsen vorhanden sind.

Im Unterschied zu den „ Wehrzellen " sind diese Drüsen nicht osmiophil, und der Inhalt ist nach Fixierung und Färbung beinahe vollständig erhalten.

Während bei den Drüsen der Genitalregion die Ausführgänge zahlreich sind, liegen die Rückendrüsen tiefer im Bindegewebe, und die Verbindungen nach aussen sind äusserst selten zu sehen. Bei einem 3 mm-Tier fehlen die Drüsen an beiden Orten.

Nerven

An den Kolben wurden einige Versuche unternommen, den Verlauf der Nerven und deren Endigungen zu verfolgen. Das reichlich vorhandene Pigment (Ausnahme: *Doto fragilis*), die dichten Lagen von „ cellules spéciales " und die Feinheit vieler Fasern verunmöglichten eine genaue Analyse.

Aus dem Körper kommende, sich aufteilende Nervenbündel können speziell zwischen Mitteldarmdrüse und Kolbenepithel verfolgt werden. Viele der Fasern zeigen auf weite Strecken sehr feine, schwarze Granula. Die gleiche Erscheinung behandelt SCHLOTE (1955, 1963) bei Mollusken im allgemeinen.

Nervenzellen sind im Verlaufe der Nervenfasern oft anzutreffen, besonders an den Gabelungsstellen. Nahe dem Epithel finden sich plexusartige Verbreiterungen (Abb. 15). Kernanhäufungen sind von Plasma umgeben, wobei die Zellgrenzen ganz verwischt sind. Es scheint sich dabei um Sinneszellen, wie auch um Ganglienzellen zu handeln. (MERTON 1920, AGERSBORG 1925, HORRIDGE UND BULLOCK 1965). An einigen basalen Kolbenpartien konnte ich freie Nervenendigungen im Epithel beobachten (Abb. 15).

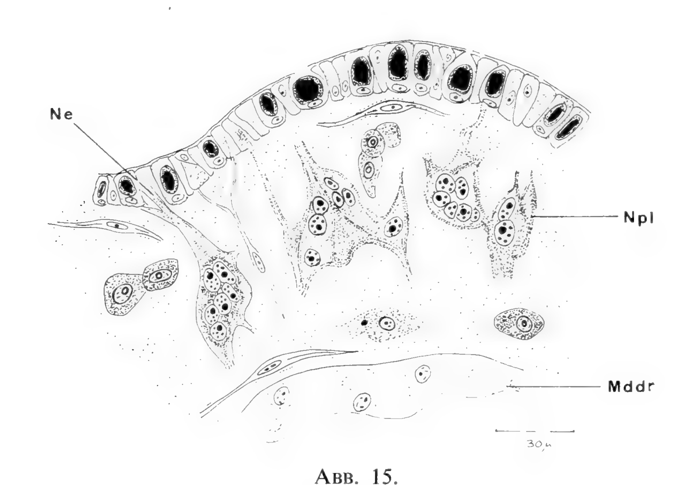


ABB. 15.

Nervenplexus und- endigungen in einem Kolbentuberkel *(D. fragilis)*, C. sp., cellules spéciales, Md'dr, Mitteldarmdrüse, Ne, Nervenendigung im Epithel, Npl, Nervenplexu

Pericard

Das Pericard besteht aus einem dünnen Häutchen und liegt zwischen dem ersten und dem zweiten Kolbenpaar. Es umfasst das zweikammerige Herz (Ventrikel und Aurikel) und eine kurze Strecke der hinteren, zuführenden Gefässe. Durch einen reno-pericardialen Gang steht das Pericard mit der Niere in Verbindung.

Am Übergang Aurikel-Ventrikel ist ein Klappensystem vorhanden, das einen Rückfluss von Blut verhindert.

Die Ventrikel-Wände sind sehr muskulös und die Muskelbalken ziehen in verschiedenster Richtung. Dazwischen findet sich ein lockeres Bindegewebe, in dessen Maschen freie Blutzellen vorhanden sind. Nach rostral und zugleich nach unten zu geht die Herzkammer in eine kurze Aorta über. Dieser Ventrikelboden und die den Weg zur Aorta regulierende Klappe sind stark vergrössert, und zeigen Ansammlung von freien Zellen sehr unterschiedlicher Art. Agersborg (1923) beschreibt bei Melibe Ventrikelverdickungen zusammen mit der ebenfalls auffälligen Ventrikelklappe als eine Art Lymphknoten mit freien Zellen. Schon Pelseneer (1906) nennt solche Anschwellungen bei einer anderen Melibe-Art „ blood-glands “. (Nicht zu verwechseln mit der Blutdrüse von Doridiern in Nähe des Gehirns.)

Auf die Rolle des Pericards und dessen Umgebung werden wir im Regenerationskapitel zurückkommen.

Rhinophor (Abb. 16 und 17)

Der Rhinophor besteht aus einem dünnen, glatten Bulbus, der durch starke Muskelbündel in eine Scheide zurückgezogen werden kann. Kräftige Nerven, die vom Rhinophorenganglion herkommen, verzweigen sich in Epithelnähe. Im Bindegewebe des Bulbus, wie auch in der Scheide finden sich in Spitzennähe öfters „ Wehrzellen “.

Während das gesamte Epithel des Bulbus gleichmässig, vorwiegend aus prismatischen Cilienzellen und nur wenigen Mucusdrüsen gebildet wird, ist an der Scheide ein äusseres und ein inneres Epithel zu unterscheiden. Der äussere Anteil zeigt dieselbe Struktur wie auf dem Rücken, mit den früher schon beschriebenen Drüsentypen. An der Kante der Scheide können sich noch die bei den Kolbenspitzen erwähnten „ Kalkzellen “ dazu gesellen.

Auf der Innenseite wird das Epithel von oben nach unten sukzessive dünner bis zu einer Dicke von 2—3 μ. Die Zellen sind flach und die Zellgrenzen unscharf. Eng anliegend finden sich oft stark verästelte Pigmentzellen. In dieser Region des dünnen Epithels treten in wechselnden Abständen bis zu 7 μ messende Ver-

dickungen auf. Die angeschwollenen Zellen enthalten meist ½—1 μ grosse, lichtbrechende Einschlüsse. Diese können auch im Epithel stecken und in das Scheidenlumen hineinragen (Abb. 17).

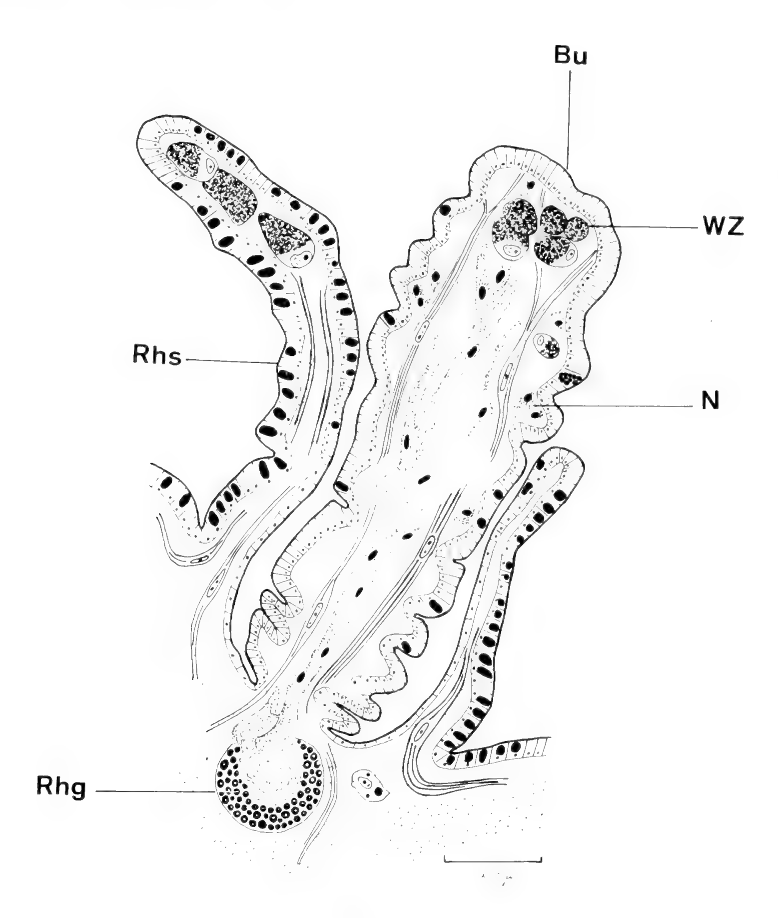


Abb. 16.

Schema eines Rhinophoren mit Scheide: Bu, Bulbus, Rhg, Rhinophorenganglion, Rhs, Rhinophorenscheide mit dünner Innenwand, N, Nerv, WZ, Wehrzellen

Nach Injektion von Trypanblau bei *Doto coronata* konnten bei Tieren, die 16 Stunden nachher fixiert wurden, bereits zahlreiche Phagozyten, beladen mit roten Einschlüssen (nach Solochromfärbung) und Trypanblaukörnern in den Rhinophorenscheiden, besonders nahe am Innenepithel, gefunden werden.

In diesen Epithelzellen liegend oder ins Scheidenlumen ragend wurden hingegen nur die roten Einschlüsse und die Trypankörner gesehen, was auf eine Abgabe des Phagozyten-Inhaltes schliessen lässt. Diese Möglichkeit der Exkre-

tion via Phagozyten und Epidermis wird von MORTON (1965) generell für Mollusken erwähnt, und PANDE (1958) konnte sie bei *Helix* beobachten.

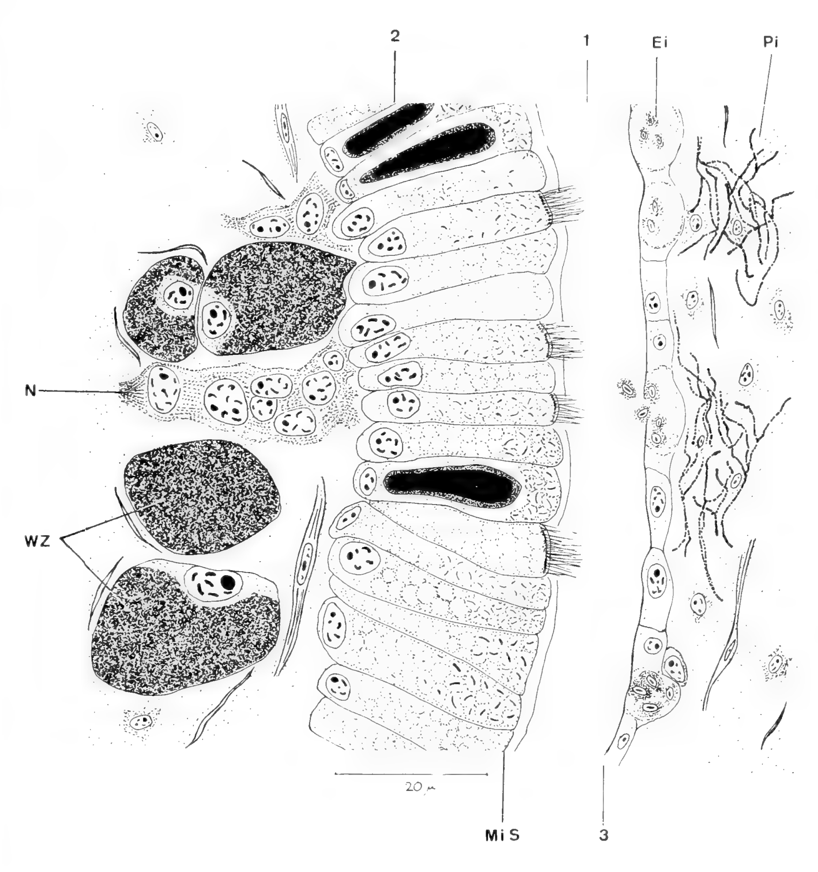


ABB. 17.

Exkretionsvorgänge an der Innenwand der Rhinophorenscheide: 1 = Lumen zwischen Bulbus und Scheide, 2 = Bulbus mit regelmässigem Epithel und wenigen Mucusdrüsen, 3 = Scheide mit dünnem Innenepithel, Ei, Einschlüsse im Scheidenepithel, teilweise bereits ins Lumen ragend, N, Nerv, Pi, Pigment, WZ, Wehrzellen, MiS, Mikrovillisaum

III. AUTOTOMIE

Als Autotomie werden heute Vorgänge bezeichnet, bei denen Extremitäten oder Organe an einem dafür vorbereiteten Ort abbrechen können, wodurch der Verlust an Blut- oder Körpersaft minimal ist. Die Kolben von *Doto* zeigen alle diese Eigenheit, aber es ist erstaunlich zu sehen, wie gross die individuellen Schwankungen für einen Kolbenabwurf sind. Während manche Tiere schon bei

geringer Belästigung die Kolben fallen lassen, kommt bei anderen Exemplaren eine Abtrennung nur nach beträchtlichem Zerren zustande.

Starke Unterschiede zeigen sich innerhalb derselben Familie, erwähnt doch Bürgin-Wyss (1961) die Unmöglichkeit einer Autotomie von Kolben bei *Trinchesia coerulea*, während sich bei *Trinchesia aurantia* eine solche mit Leichtigkeit herbeiführen lässt. Diese Tatsachen führten Edmunds (1966) dazu, die von ihm bearbeiteten Nudibranchier in solche mit sofortiger Autotomiebereitschaft und andere, die stärkere Reize benötigen, einzuteilen.

Nach Autotomie können zwei verschiedene Situationen eintreten, die sich, wie wir sehen werden, gegenseitig nicht unbedingt ausschliessen müssen:

1. Die praeformierte Abbruchfläche bildet den Ort, von wo aus die Regeneration am schnellsten und besten erfolgt. Folgender Versuch kann das veranschaulichen: Durchschneidet man Kolben auf verschiedener Höhe, so führen über der Mitte gemachte Schnitte trotz erheblichen Verlustes von Mitteldarmdrüseninhalt zu Wundheilung und dünnem Epithelüberzug. Eine eigentliche Regeneration findet nicht statt. In halber Kolbenhöhe geführte Schnitte haben eine Autotomierung des Kolbenstumpfes zur Folge; dies entweder sofort oder nach einigen Stunden. Auf der Bruchstelle regeneriert dann ein neuer Kolben.

2. Die ausgesprochen kleine Wunde, die durch die Autotomie entsteht, so argumentiert z. B. Needham (1952) soll keinen genügenden Auslöserreiz bilden und somit zu einer Regenerationsverzögerung führen. Die später nochmals zu diskutierende Tatsache der verlangsamten Regeneration autotomierter Kolben bei *Doto*, im Vergleich mit dem raschen Auswachsen abgeschnittener Rhinophoren oder Tentakel wären eine Bestätigung dieser These.

IV. REGENERATION

Allgemeines zu den Experimenten

Einige Masse von Kolben sollen eine Vorstellung über die entfernten Gewebequantitäten geben:

z. B. Doto coronata:

Körperlänge: 8 mm: kleine Kolben bis 1 mm hoch,
grössere 1,8—2 mm hoch und 0,75—1 mm breit
10 mm: Höhe der Kolben variierend von 1,9—3,1 mm
Breite zwischen 1—1½ mm
15 mm: Höhe zwischen 2,3—3,4 mm, Breite 1—2 mm.

Das Messen der Regenerate erwies sich meist als aussichtsloses Unterfangen. Die Kleinheit des Objekts, der senkrechte Winkel Regenerat-Körper und die starke Kontraktionsfähigkeit des auswachsenden Kolbens führen zu keinen brauchbaren Messergebnissen. Die Einteilung in morphologische Stadien ist in Abb. 18 zu sehen. Zahlreiche Versuche zeigten, dass sich weder an der Geschwindigkeit noch der Art der Regeneration etwas änderte, gleichgültig ob nur ein oder mehrere Kolben entfernt wurden. Dagegen zeigten sich beträchtliche, indivi-

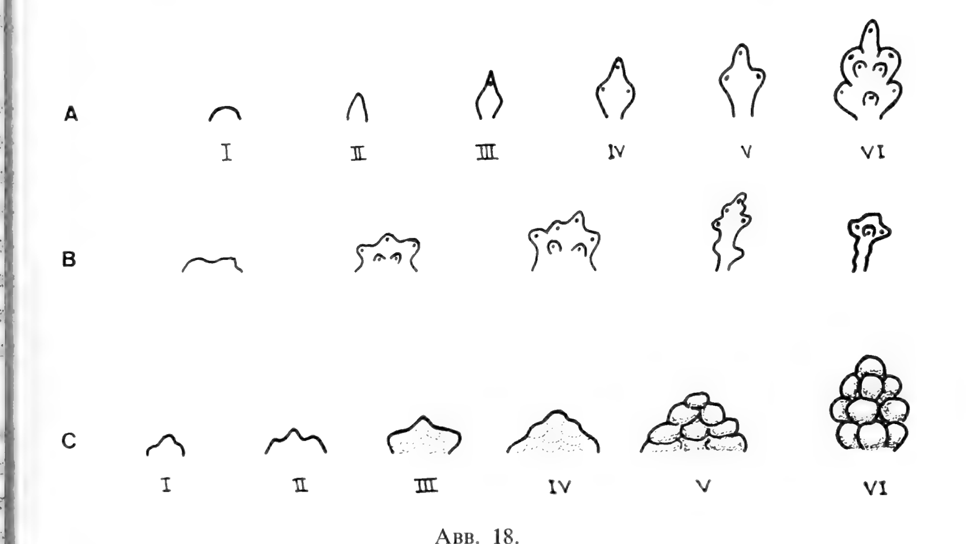


Abb. 18.

Regenerationsstadien:

A) *Doto coronata* und *pinnatifida*: I = kleiner Buckel, II = Zapfen, III = Zapfen mit Pigmentfleck, IV = erste Tuberkelreihe leicht angedeutet, V = erste Tuberkelreihe ausgeprägt, VI = 2—3 Tuberkelreihen.

B) Missbildungen (auch in der Natur vorgefundene) bei den oben genannten Arten.

C) *Doto fragilis*: Kolben mit breiter Basis. I—VI verschieden weit entwickelte Regenerationsstadien.

Tabelle 11

Verhältnis: Tiere mit natürlichen Regeneraten/Anzahl Tiere ohne solche

Art	Anzahl regen. Kolben auf einem Tier variiert von	Anzahl Tiere mit natürlichen Regeneraten	Totale Anzahl protokollierter Tiere	Natürliche Regenerate in %
Doto pinnatifida	1—5	31	67	=46,5%
Doto fragilis	1—7	14	29	=47,7%
Doto coronata	1—7	9	31	=29 %

duelle Unterschiede. Nach diesen Erfahrungen wurden am gleichen Tier verschieden alte Regenerate erzeugt und über deren Aussehen bis zum Fixieren jeweils Protokoll geführt. Über den Anteil eingebrachter Tiere, die bereits Regenerate aufwiesen, gibt Tabelle 11 Auskunft.

Äussere Morphologie

Doto coronata und D. pinnatifida

Trotz des inhomogenen Materials lässt sich zusammenfassend sagen:

1. Juvenile Tiere bis zu maximal 4 mm Länge regenerieren Kolben und Rhincphoren innerhalb 3—4 Wochen zur früheren Grösse und Struktur.
2. Tiere über 4 mm erreichen auch nach 5—6 Wochen höchstens zwei Drittel der normalen Kolbengrösse, meist sogar nur die Hälfte oder ein Drittel. Auch Schnecken, die mit natürlichen Regeneraten gefangen wurden, blieben nachher auf den erwähnten Stufen stationär. Nur das hinterste Kolbenpaar, das meist klein ist und nicht mehr als 1—2 Reihen kleiner Tuberkel hat, somit gerade auf der Stufe steht, wo auch die ursprünglich grösseren Kolben Halt machen, regeneriert zur ehemaligen Form.
3. Erste Anzeichen der Regeneration zeigen sich bei allen Kolben fast gleich schnell; die Grösse des Tieres spielt keine Rolle (Abb. 19). Ob die Abnahme des Regenerationsvermögens mit der Geschlechtsreife zusammenhängt (diese beginnt, wenn das Tier eine Länge von 5—6 mm erreicht hat), müsste noch abgeklärt werden. Bei Polychaeten ist die Abhängigkeit nachgewiesen.

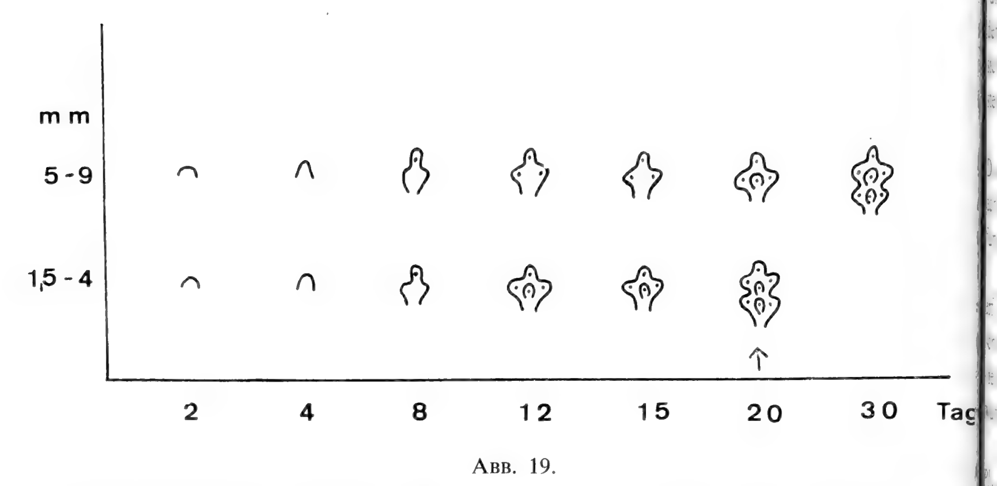


ABB. 19.

Der Regenerationsstart erfolgt bei kleinen und grossen Tieren gleich schnell. Kleine Individuen können nach 20 Tagen bereits der ursprünglichen Grösse entsprechende Kolben zeigen, während grössere Exemplare nur die Hälfte bis maximal $^{2}/_{3}$ erreichen.

4. Die Regenerationsphase lässt sich in 6 Stadien einteilen, die auf ca. 350 eigenen Versuchen beruhen. Es besagt aber nicht, dass diese Stadien immer strikte die angegebene Reihenfolge durchlaufen würden. Auch ist die Zeitdauer, während der sich gewisse Merkmale zeigen, individuell stark verschieden. Zapfen ohne Pigmentanzeichen können direkt Tuberkelreihen ausbilden und die Pigmentierung erfolgt dann später. Die ersten Pigmentanzeichen sind auch bei stark dunkelbraunen Tieren immer rot bis hellrot und dunkeln dann nach. Es gibt Tiere, deren Regenerate lange mit nur einer Tuberkelreihe versehen sind oder bei denen die Bildung einer zweiten Reihe gar nie erreicht wird. Auch abberante Formen können auftreten (Abb. 18).

Diskussion

Einfache, längliche Kolben, wie sie bei den Aeolidiern *Trinchesia aurantia*, *Facelina coronata* und *drummondi*, *Cumanotus beaumonti* oder der Sacoglossen *Placida dendritica* vorkommen, regenerieren in den meisten Fällen zu der früheren Länge und dem ehemaligen Aussehen innerhalb 3—4 Wochen.

Przibam (1909) behauptet, dass es nur eine Frage der Zeit sei, ob die Regenerate die ursprüngliche Kolbengrösse wiedererlangen.

Im Falle von *Doto* sprechen meine Beobachtungen sowohl an natürlichen Regeneraten, wie an experimentell erzeugten, gegen diese Behauptung (s. S. 274). Dieselbe Feststellung gilt auch für *Dendronotus frondosus*. Ein Gradient längs der Körperachse trat nicht zu Tage.

Die Experimente wurden im Sommer durchgeführt bei einer Wassertemperatur zwischen 15—18 °C im Labor. Bei Haltung der Tiere in 10° C Wasser nach der Operation erfolgt zwar der Regenerationsstart gleich schnell. Bald zeigen sich Retardierungserscheinungen und die Neubildung bleibt im Anfangsstadium stehen.

Bei einem Operationsschnitt in Richtung der Kolben-Längsachse kann Doppelspitzenbildung, bei Schrägschnitt eine Krümmung der Regenerationsachse erreicht werden. Auf diese Weise sind wohl viele der in der Natur vorgefundenen Missbildungen zu erklären.

Die Annahme, dass bei grosser Wundfläche die Regeneration schneller erfolge als bei kleiner, kann sich nur auf die Einzelwunde beziehen, denn wie schon erwähnt, zeigt sich kein Unterschied in der Geschwindigkeit ,wenn nur ein, viele oder alle Kolben entfernt wurden. Die Summation von kleinen Einzelwunden bewirkt keine Aktivierung, aber auch keine Verzögerung.

Es zeigt sich, dass Tentakel und glatte Rhinophoren von *Aeolidiern* und *Placida dendritica*, wie auch von *Doto* (inklusive Scheide), die durch einen Schnitt entfernt wurden, schneller und vollständiger regenerieren als die autotomierten Kolben. Sind die Strukturen der Rhinophoren jedoch kompliziert, wie z. B. bei

Facelina (Lamellierung), bei *Polycera quadrilineata* (Keulenform und Lamellierung) oder bei *Dendronotus frondosus* (stark ausgeprägt Lamellierung und Fransenbildung an der Scheide), so wird mit steigender Komplikation weniger ausgeprägt regeneriert. *Facelina* erreicht meist die ursprüngliche Länge wieder; die Lamellierung ist grössenmässig etwa gleich stark wie früher, aber die Anordnung ist durcheinandergeraten. Die *Polycera*-Rhinophoren erreichen manchmal wieder die ehemalige Länge, die Keulenform und Lamellen werden aber nur dürftig restauriert, während bei *Dendronotus* der komplizierte Rhinophorenbulbus, wie auch die Scheide, nur noch in verkleinerter und sehr vereinfachter Form ausgebildet werden.

Bei der Schwanzregeneration spielt die Morphallaxis, also die Umlagerung der an die Wunde angrenzenden Körperteile eine wesentliche Rolle. Durch eine Verschiebung der Gonaden im Körperinnern nach vorne und eine Dehnung des Fusses und der Körperwand nach hinten wird bereits ohne die spätere Epimorphose etwas von der früheren Form zurückerlangt. Der neue Schwanz bleibt meist plumper als der ursprüngliche.

Die Kolbenregeneration bei Doto

Wunde:

Bei Abwerfen oder Abzupfen des Kolbens fällt bei *Doto pinnatifida* und *coronata* nur ein Teil der Granulaschicht weg, während bei *Doto fragilis* diese fast ganz am Kolben hängen bleibt. In beiden Fällen entsteht eine Eindellung, über die durch Kontraktion der oberflächennahen Muskulatur das Epithel zusammengeschoben wird, sodass die Wunde nach kurzer Zeit fast unsichtbar ist. Dies ist bei *Doto pinnatifida* und *coronata* eine Frage von Minuten, kann aber bei *Doto fragilis* einige Stunden dauern, denn der Kolben hat eine wesentlich breitere Basis und die Wunde ist als querliegender Spalt, am Übergang der Rücken- zur Seitenpartie deutlich zu sehen. Aber auch im ersten Fall ist die Verletzung tiefgreifender als bei *Trinchesia aurantia*, *Facelina*, *Eubranchus* oder *Placida*.

Die Mitteldarmdrüse ist im einfach gebauten, röhrenartigen Zufuhrgang abgerissen. Ein Austreten von Organinhalt konnte aber nie beobachtet werden.

Epithel

1. *Abbau und Dedifferenzierungsphase* (Abb. 20, 21, 22) (Taf. IV, fig. 1 u. 2) (Dauer für *Doto pinnatifida* und *Doto coronata* bis ca. Ende des 2. Tages, für *Doto fragilis* bis Ende 3. Tages).

Das Wundrandepithel wird durch Bindegewebe- und Muskelkontraktion in der Eindellung zusammengeschoben, manchmal sogar etwas gefaltet, was eine

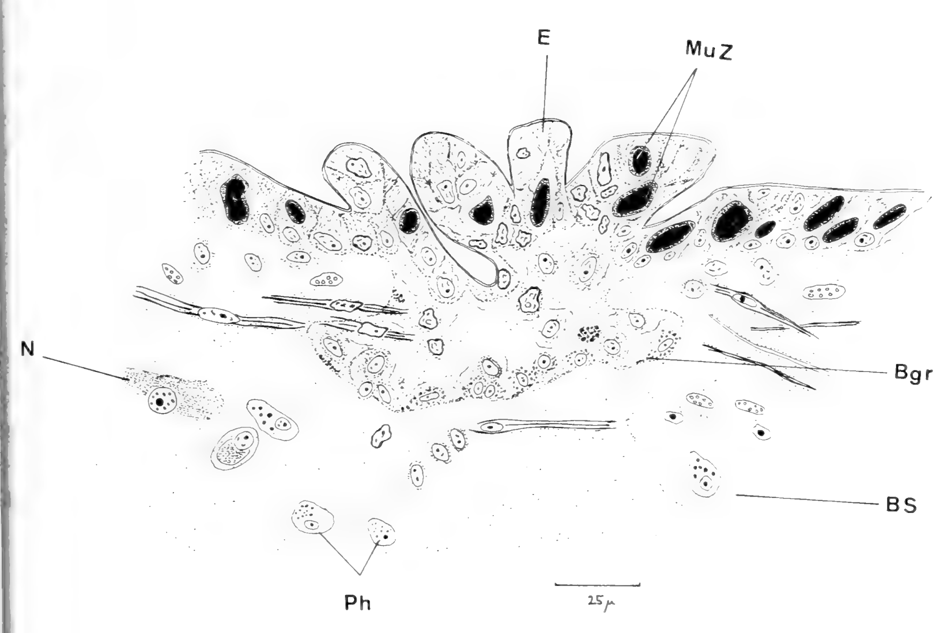


Abb. 20.

Wungebiet 5 Stunden nach Abzupfen des Kolbens *(D. pinnatifida)*.
.ine Schicht von Basis-Granula (BGr) ist übrig geblieben. In die Eindellung wurde das Epithel (E) usammengeschoben. Mucusdrüsenzellen (MuZ) lösen sich auf. Im Blutsinus (BS) und im Bindegewebe sind Lymphozyten I und II, wie auch Phagozyten (Ph). N, Nerv.

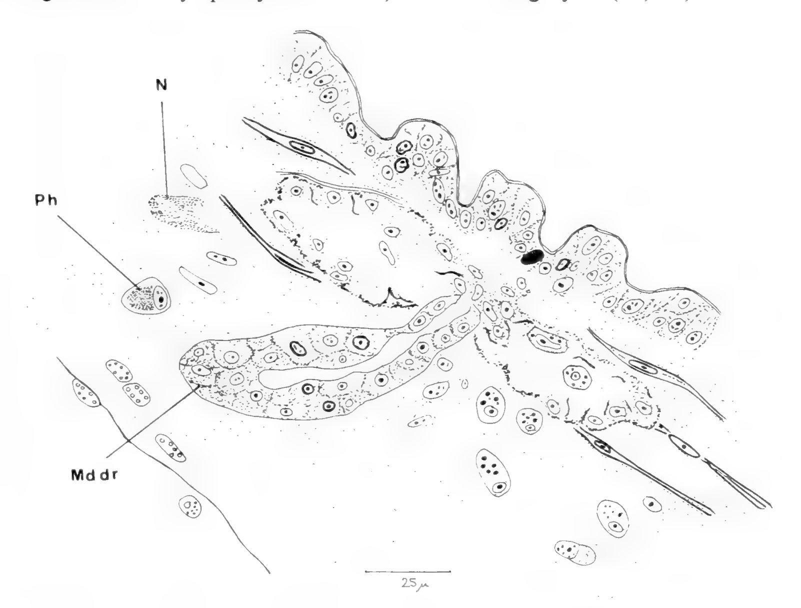


Abb. 21.

undgebiet nach 5 Stunden *(D. pinnatifida)*. Region mit Mitteldarmdrüse (Md' dr) zu diesem Zeitpunkt noch offen, Ph, Phagozyt mit Nervengewebe, N, Nerv.

Schrägstellung oder Abflachung der umliegenden Haut bewirkt. Die Zellgrenzen sind verwischt, und besonders im Wundzentrum werden nekrotische Veränderungen sichtbar. Die Mucusdrüsen zerfallen, und die Abgrenzungen des Epithels gegen das darunterliegende Bindegewebe sind undeutlich.

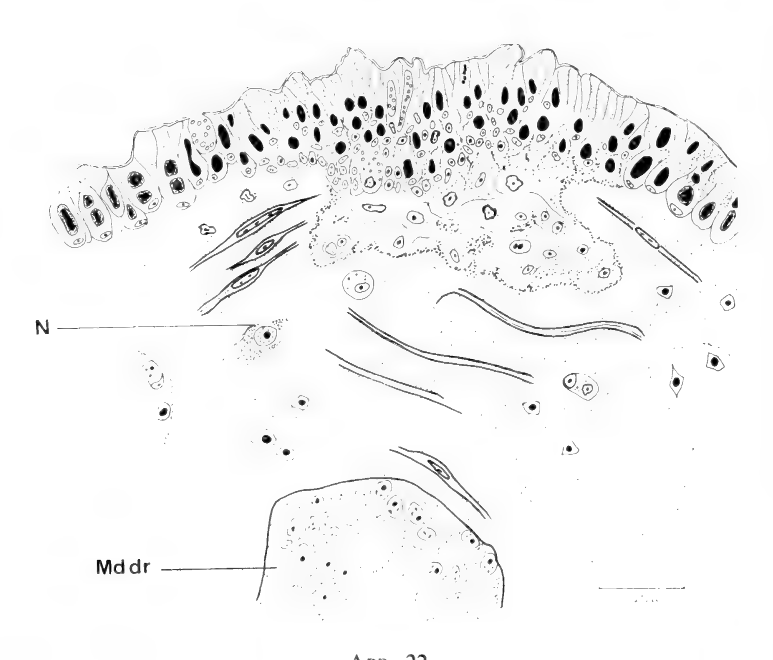


Abb. 22.

2. Tag, *(D. pinnatifida)*. Abbauvorgang noch nicht abgeschlossen. Kerne der Mitteldarmdrüse (Md'dr) von wenig Plasma umgeben. N, Nerv mit auffällig grossem Kern

2. *Aufbauphase*

(Beginn für *Doto pinnatifida* und *Doto coronata* ca. vom 2. Tage an, für *Doto fragilis* nach dem 3. Tage).

Die bei lebenden Tieren bereits gut erkennbare Erhebung ist leider nach dem Fixieren beträchtlich geschrumpft. Meine Zeitangaben bilden Durchschnittswerte, denn die individuellen Schwankungen sind recht gross.

Die erwähnte Vorwölbung ist, was das Epithel anbelangt, nicht nur das Werk der zu diesem Zeitpunkt einsetzenden Mitosetätigkeit. Sie scheint auch einem Schub einerseits von sich darunter ansammelndem Gewebe, andererseits der angrenzenden Hautbezirke zuzuschreiben zu sein. Denn in der basalen Region sind deutlich die Anteile von normalem Epithel abzugrenzen.

Am regenerierenden Gewebe besonders auffallend sind: die intensive Anfärbung, keine klaren Zellgrenzen, sehr dichtliegende, unregelmässige Zellen mit grossen Kernen, die teilweise nach unten ins Bindegewebe vorragen.

Die Kerne weisen 1—2 sehr deutliche Nucleoli auf, was schon VON HAY (1962) als charakteristisch für dedifferenzierte Zellen bezeichnet wird, die aktivierte Nucleinsäure- und Proteinsynthese zeigen.

Bei den zwei erstgenannten Arten am 2. Tag, bei *Doto fragilis* am 3. Tag treten die ersten Mitosen auf. Dasselbe gilt auch für regenerierendes Epithel am Rhinophoren und an dessen Scheide.

Die Colchizin-Mitoseversuche ergaben, dass *Doto pinnatifida* und *Doto fragilis* einen verschiedenen Mitoserhythmus haben, wenn man von jungen (bis zu 4 mm grossen) Exemplaren absieht, bei denen in fast allen Geweben zu jeder Tageszeit Zellteilungen zu finden sind.

Colchizinversuche, die so gelegt waren, dass sie zur Fixierung der Tiere untertags (speziell nachmittags) führten, waren bei *Doto fragilis* erfolgreich, mussten aber für *Doto pinnatifida* so verlegt werden, dass die Fixierung in die Nacht fiel (Mitternacht). Auch für *Doto coronata* liegen für die nächtlichen Versuche positive Resultate vor, es fehlen aber genügend Tagesexperimente, um sicher einteilen zu können. Wie wir sehen werden, gelten diese Befunde für alle an der Regeneration beteiligten Gewebetypen.

4.—6. Tag (Abb. 23)

Das Regenerat ist bei *Doto pinnatifida* und *coronata* bereits ein kleiner Zapfen, bei *Doto fragilis* ein breitangelegter Buckel. Zwischen 4. und 6. Tag ist eine zunehmende Regelmässigkeit in der Anordnung der Epithelzellen zu

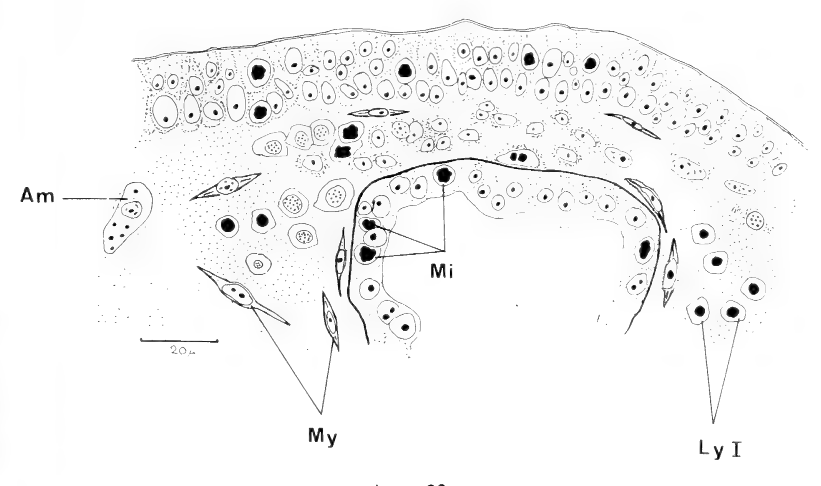


ABB. 23.

Tag *(D. pinnatifida)*. Kerne im Epithel und in der Mitteldarmdrüse mit grossen Nucleoli. berall sehr rege Mitosetätigkeit (= Mi). Proximal im Bindegewebe mehr Lymphozyten I, stal grössere mit granuliertem Kern und unscharfen Zellgrenzen. Myoblasten (My) mit unterschiedlich grossem Plasmaanteil sind zahlreich. Am, Amoebozyt mit Einschlüssen.

beobachten. Die Zellen sind immer noch schmal, die Kerne stehen jetzt fast alle basal. Nucleoli fallen sofort auf, und die Zahl der Mitosen hat eine deutliche Steigerung erfahren. An den Seitenpartien der Zapfen treten bereits die ersten, neugebildeten Mucusdrüsen auf.

7.—11. Tag (Abb. 24)

Zwischen den stetig zunehmenden Mucusdrüsen erscheinen im Epithel aller drei Arten jetzt auch vereinzelt kleine Granuladrüsen, während bei *Doto coronata* in den Spitzenbezirken auch noch eine bis zwei kleine „Kalkzellen" sichtbar

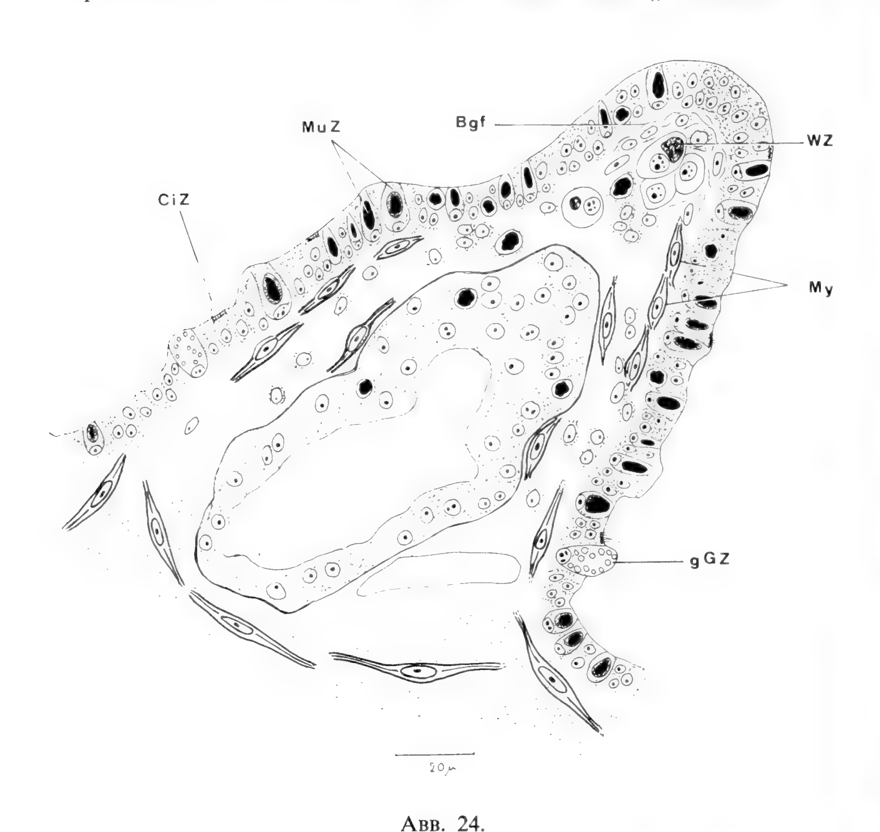


Abb. 24.

7. Tag *(D. pinnatifida)*. In der Spitze färben sich die ersten Bindegewebefasern (Bgf) u. Wehrzellen (WZ) an. Im Epithel: Cilienzellen (CiZ), grosse Granuladrüsenzellen (gGZ) und Mucusdrüsen (MuZ). Myoblasten (My) im Auswachsen. Zahlreiche Mitosen. An der Basis Orientierung der Myoblasten zum späteren Sphinktermuskel.

werden. Die Mitosen sind häufig. *Doto fragilis* hat erste Anzeichen der „ vesicles " mit ihren Einschlüssen im Zellplasma des Epithels; und auch ganz wenige Cilienzellen konnten zu diesem Zeitpunkt festgestellt werden. An einzelnen Stellen

besonders lateral an den Regeneraten von *Doto pinnatifida* und *coronata* fanden sich Grüppchen von 3-5 Zellen, deren kugelige Kerne etwas grösser als die daneben vorhandenen Epithelkerne erscheinen, und leicht nach unten ins Bindegewebe verschoben sind. CHÉTAIL (1963) bezeichnet ähnliche Erscheinungen bei *Arion* und *Agriolimax* als Neuroblasten. Ich konnte an älteren Stadien keine entsprechenden Strukturen mehr finden und muss auf eine definitive Zuordnung verzichten.

12.—19. Tag

Am 13./14. Tag tauchen bei *Doto fragilis* erstmals „Kalkzellen" auf und die „vesicles" beginnen deutlich zu werden. Die neugebildeten Mucusdrüsen werden nun beim Fixieren oft entleert *(Doto coronata)*. Dann werden die beiden Granuladrüsen-Arten zahlreicher *(Doto pinnatifida)*; es bahnt sich also eine Normalisierung an.

3—4 Wochen

Zu diesem Zeitpunkt ist das Kolbenepithel wieder im Besitze aller histologischen Elemente, auch wenn der Kolben als Ganzes nur ein kleines und gestaltlich stark vereinfachtes Abbild des Normalzustandes darstellt. Die Elemente ähneln stark denen junger Tiere (bis ca. 4 mm), bei kleineren Exemplaren ist zwischen neu und alt nur ein geringfügiger Unterschied zu bemerken. Bei *Doto fragilis* mit vielen „Kalkzellen" im Normalkolben sind nur sehr wenige im Regenerat zu sehen.

Mitteldarmdrüse (Abb. 21, 22, 23, 24)

5 Stunden nach der Operation ist der angeschnittene Teil der Mitteldarmdrüse meist noch etwas offen, und beschädigte Drüsenzellen sind innerhalb und ausserhalb des Organs zu sehen. Einen Tag später ist der Wundkanal geschlossen. Die Zellgrenzen innerhalb dieser Partie sind nicht klar. Messungen ergaben, dass die Kerne nicht grösser sind, als diejenigen des Mitteldarmkanals im Körperinnern. Abweichend jedoch sind die ein bis zwei Nucleoli, welche den Kernen ein gleiches Aussehen wie denjenigen der regenerierenden Epithelzellen verleihen. Sobald die „Leberwunde" geschlossen ist, gelangt auch wieder Nahrungsbrei in diese Ausstülpung.

Gegen Ende des zweiten Tages sind im distalsten Drüsenteil die ersten Mitosen anzutreffen, wieder zu dem je nach Art verschiedenen Zeitpunkt. Wächst das Regenerat zu einem Zapfen aus (ab 4. Tag), so sind die Zellteilungen auf den Bereich der Mitteldarmdrüse, der in diesem Zapfen liegt, beschränkt. Ganz selten sind einige Mitosen im angrenzenden Gebiet zu erkennen. Die Nucleoli sind immer noch sehr deutlich.

Um den 7. und 8. Tag sind in der äussersten, vorwachsenden Partie erst keulenförmige, vorspringende Zellen vorhanden. Diese Differenzierung bleib aber noch lange auf jene Zone beschränkt und greift erst später (15.—20. Tag nach proximal über.

Bis zum 15. Tag sind die Mitosen zahlreich. Für ältere Stadien liegen kein Colchizinversuche mehr vor. Auffällig ist, dass bei allen drei Arten zwischen den 15. und 20. Tag die Zahl der Mitteldarmdrüsen-Kerne mit deutlich sichtbaren Nucleoli stark zurückgeht. Die „ Leber " buchtet sich allmählich aus, bleib aber im histologischen Bild ganz auf der Stufe juveniler, 2—4 mm grosser Tier stehen. Diese Ähnlichkeit gilt auch für natürliche Regenerate im Alter von etw 3—4 Wochen. Die Beobachtungen ergeben also, dass die Mitteldarmdrüse gan aus eigenem Material und in Kontinuität mit dem Körpertrakt wieder neu ge bildet wird. Nur die der Abbruchstelle am nächsten liegenden Zellen erleide eine kurze Phase der Dedifferenzierung.

Bindegewebe

1. Abbauphase: (je nach Tier bis 4 Tage dauernd)

Die Wunde bietet schon nach 5 Stunden das Bild einer Region in regen Umbau.

Bei allen drei Arten unterliegt die Zahl der Lymphozyten I einer auffällige Steigerung nicht nur im Wundbereich, sondern im ganzen Körper. Es handel sich dabei um den kleinsten Typ der freien Blutzellen mit meist kugeligem Ker und nur wenig hyalinem Plasma. Bei jungen Tieren mit gering entwickelten Gona den liegen sie besonders im Raum der Genitaldrüse, bei grösseren Exemplare vorwiegend in den übrigen Kolben. Diese Lymphozyten sind fast ausschliess lich im Bindegewebe und nur selten in den Bluträumen anzutreffen, wie scho CUÉNOT (1914) bei anderen Mollusken festgestellt hat.

In der Abbauregion, speziell zwischen den beschädigten Muskel- und Ner venfasern und der restlichen Granulaschicht, sind die grösseren Lymphozyten I als Phagozyten tätig. In Form und Färbung ergeben sich Anzeichen, dass e sich wirklich um umgestaltete Lymphozyten I handelt. Es gibt viele Übergangs stadien und mit der Grössenzunahme entstehen viele Formvarianten. Wie weit gehend diese Änderung sein muss, bevor mit der Phagozytose begonnen wird ist schwer zu sagen, denn manchmal können schon sehr kleine Zellen belade sein (z. B. nach Trypanblauversuchen).

In einigen Experimenten wurde nach Entfernung der Kolben Trypanblau körner auf die Wunde gestreut und die Tiere *(Doto pinnatifida* und *coronata)* für ca. 20 Minuten auf nasser Unterlage (Watte) gehalten, oder andere Tier wurden direkt in ein Trypanblaubad gelegt. Die erste Methode ergab die folgen den Resultate:

Wurden *Dotos* 1—2 Tage nach der beschriebenen Prozedur fixiert, lagen och einige Körner im Wundgebiet. Daneben aber hat es eine grosse Zahl mit 'arbkörner beladener Phagozyten. Sie finden sich in wundnahen Blutlakunen, ı der Aorta, speziell aber entlang des Pericards und im Ventrikel.

Dort liegen sie im Lumen, wie auch im Maschenwerk des Gewebes selbst.)ie Intensität dieses Abbaus nimmt bis zum 5. Tag hin sehr stark zu. Bei *Doto innatifida* kommt noch die auf Seite 270 beschriebene Ausscheidung via Rhino-horenepithel dazu.

Wie schon erwähnt, entsteht im Körper eines regenerierenden Tieres sehr asch und an verschiedenen Orten eine grosse Anzahl Lymphozyten I. In diesem ktivierten Zustand treten besonders in der ventralen Ventrikelpartie dichtere, ellenreichere Gewebe auf, was sich aus den plötzlich sehr zahlreichen und gut ärbbaren Kernen ablesen lässt. RAVEN (1964) hält es bei der mesodermalen Her-unft des Herzens für möglich, dass sich Bindegewebezellen (Stromazellen) in lutzellen differenzieren können. Trotz Colchizinversuchen konnte ich nicht mit icherheit Mitosen nachweisen.

Bei *Doto fragilis* ist die grosse Ansammlung von freien Zellen zwischen dem ericard und der Niere besonders frappierend, während bei den anderen Arten 'eniger freie Zellen, und diese vorwiegend auf die Region um die seitlichen ericardränder lokalisiert sind.

Bei *Doto fragilis* liegen Amoebozyten eng an die Nierenwand angeschmiegt \bb. 26).

Keine dieser Wanderzellen ist aber sichtbar beladen, noch finden sich in en Nierenzellen oder dem Lumen mehr als üblich Exkremente, sodass man nicht on einem Ausscheidungsprozess reden kann. Die im oben beschriebenen Gebiet efundenen Amoebozyten sind jedoch immer schon über das Stadium I hinaus, or allem beträchtlich grösser und variabel in der Form. Auch hier förderten ie Colchizinversuche keine Mitosen zu Tage. Viele dieser Lymphozyten II weisen oppelkerne auf.

Aufbauphase :

Nach 3—4 Tagen ist bereits ein kleiner Buckel gebildet. Der Aufbau setzt so zu einer Zeit ein, wo noch Abbauvorgänge nachzuweisen sind. Zwischen en phagozytotisch tätigen Zellen haben sich zahlreiche Lymphozyten I und II ngesammelt, die für den Aufbau bereit sind. Daneben finden sich bereits die sten Myoblasten und Nervenzellen. Der regenerierende Kolben kann sehr nterschiedlich mit Blastemzellen (vergl. S. 291) angefüllt sein. Besonders bei kleinen eren ist der Raum zwischen Mitteldarmdrüse und Epithel mit den obener-ähnten Zelltypen dicht angefüllt, während bei anderen Individuen eine lockere ellansammlung direkt unter dem Epithel und um die Mitteldarmdrüse vorhanden , dazwischen aber ein grosser Blutsinus viel Platz einnimmt.

An der Kolbenbasis überwiegen die Lymphozyten I. Sie scheinen gegen di Kolbenspitze hin eine Umwandlung, vor allem eine Vergrösserung zu erfahren denn sie sind im distalen Kolbenteil nur selten in der ursprünglichen Form anzu treffen.

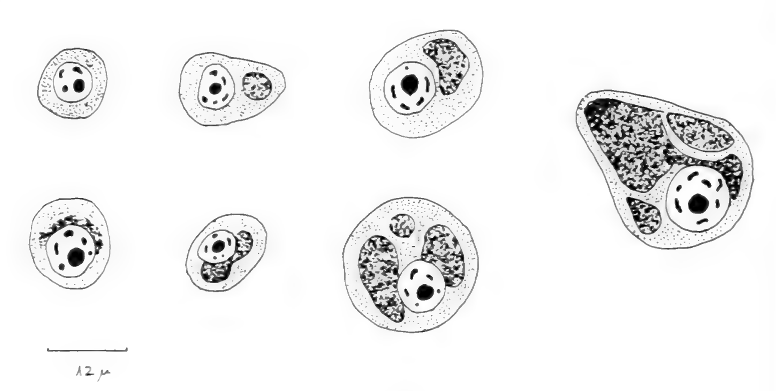


ABB. 25.

Genese der Wehrzellen (s. Seite 285)

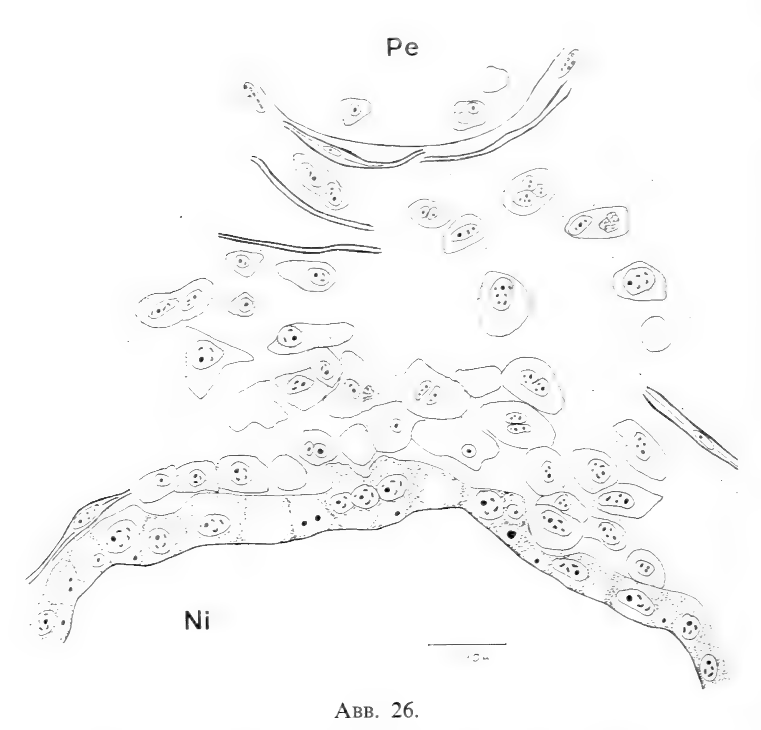


ABB. 26.

Gebiet zwischen Niere (Ni) und Pericard (Pe) *(D. fragilis)*
Grosse Zahl von Amöbozyten, teilweise mit 2 Kernen oder halbdurchgeschnürten Kernen.

Im späteren Bindegewebe sind Plasmabezirke einzelner Zehen abgrenzbar. Das Vorhandensein beladener Phagozyten entlang der dorsalen Pericardwand und im Ventrikel dauert an, ebenso die Zellaktivität in dessen Gewebe und zwischen Niere und Pericard.

5./6. Tag

Noch bevor sich aus den Blastemzellen eigentliche Bindegewebefasern ausdifferenzieren, und während rege Mitosetätigkeit herrscht, kann das Entstehen neuer „Wehrzellen" verfolgt werden. Aus etwas isoliert stehenden Amoebozyten bilden sich diese grossen, opak-weissen Drüsenzellen bereits auf einem sehr frühen Stadium und auf dieselbe Weise wie beim juvenilen Tier. Der Vorgang konnte bei einem 1½ mm grossen Exemplar, in dem sich „Wehrzellen" verschiedener Ausbildungsstufen befanden, beobachtet und mit den Regenerationsstadien verglichen werden. Entgegen früherer Vermutungen haben die Drüsen ihren Ursprung nicht in abgeschnürten Leberzellen. Ihr gelegentliches Vorkommen in Rhinophoren und deren Scheiden, sowie vereinzeltes Auftreten in den lateralen Körpertuberkeln bei Doto pinnatifida sprechen ebenfalls gegen diese Auffassung.

Die Differenzierung beginnt vorwiegend in direkt unter der Spitze liegenden Amoebozyten, deren Kern an Grösse zunimmt und einen deutlichen, in Methylgrün-Pyronin stark rot gefärbten Nucleolus zeigt. Nahe am Kern beginnt die Sekretbildung. Dieses Sekret durchsetzt das ganze Plasma und verschiebt es nach und nach an die Peripherie der Zelle, sodass später nur noch in Kernnähe Plasmareste zu finden sind. In diesen frühen Stadien der Genese ist das Plasma rot färbbar mit Methylgrün-Pyronin. Um den 5. bis 6. Tag herum erreichen die Wehrzellen erst eine Grösse von etwa 12 μ (Abb. 25). Zwischen 9. und 19. Tag wurden bei *Doto pinnatifida* erstmals Ausführgänge durch das Epithel festgestellt. Solche Entstehung einer Drüse aus Elementen der Körperflüssigkeit nimmt PRENANT (1924) auch für gewisse Kalkzellen im Bindegewebe von Mollusken generell an.

7./8. Tag (Abb. 24)

Hier steht der Beginn der Differenzierung von neuen Bindegewebefasern im Vordergrund. Der Prozess beginnt vor allem in der Nähe des Epithels und der Mitteldarmdrüse. Wenn die Färbungen erste Bindegewebselemente anzeigen, sind noch zahlreiche Mitosen im Gange. Die Zellabgrenzungen der hier angesammelten freien Blutzellen erscheinen undeutlich. Ein Gefälle von kleinen Lymphozyten I zu grösseren Formen im distalen Bereich ist vorhanden, und viele Wehrzellen differenzieren sich. An der Kolbenbasis tauchen zum ersten Mal quer zur Achse orientierte Bindegewebezellen auf mit Anfängen von Granula im Innern, also Anzeichen der neuen Granulaschicht.

Bei *Doto pinnatifida* und *coronata* sind bereits die ersten Pigmentflecken an der Kolbenspitze zu vermerken. Wo stammt das im Schnittbild meist direkt unter der Epidermis liegende Pigment her? Nur in ganz vereinzelten Fällen entdeckte ich kleine, pigmenthaltige Zellen an verschiedenen Stellen im regenerierenden Bindegewebe. Meist war der Farbstoff zuerst an der Spitze, später in den Tuberkeln vorhanden, ohne jedes Anzeichen von Transport nach jenen Regionen.

3.—4. Woche

Bei *Doto coronata* zeigen sich hie und da erste „ cellules spéciales “, die sich aus den vorhandenen und noch nicht in Bindegewebe umgewandelten Amoebozyten differenzieren. Die Granulaschicht besteht aus einer stark erhöhten Zahl von Zellen mit zunehmendem Granulagehalt. Das einzelne Granum misst etwa ½—1 μ. Wie dieser Inhalt gebildet wird, konnte ich im Detail nicht verfolgen. Die Schicht ist auch zu einem späteren Zeitpunkt nie so dicht und zusammenhängend wie im Normalfall, ebenso liegen die Zellen unregelmässig. Regenerate wurden nie autotomiert, konnten jedoch im Alter von ca. 3 Wochen leicht abgezupft werden. Bei der Amputation war also der Sphinktermuskel schon wieder funktionierend, die Granulaschicht hingegen nur schwach angedeutet. Damit kommen wir auf die Fragen, die sich schon HECHT (1896) im Zusammenhang mit der Granulaschicht stellte: erleichtert dieses Polster den Kolbenabwurf, dient es zum Verschluss der Wunde oder ist es eine Art embryonales Gewebe, das die Regeneration überhaupt erst ermöglicht? Als Funktion für diese Schicht kommt nur Punkt 1 in Frage (vergleiche Seite 260). Als vermutlicher Ablagerungsort von Exkretstoffen erleichtert sie den Abwurf der Kolben. Bei *Doto fragilis* wird die Schicht fast ganz, bei den anderen zwei Arten nur teilweise abgestossen. Die übriggebliebenen Granulazellen werden abgebaut.

Muskulatur

Die *Dotoiden* und darunter speziell *Doto fragilis* sind verglichen mit *Aeolidiern* sehr muskulös gebaut. Die auf den Schnittpräparaten von frühen Regenerationsstadien vorgefundene Kontraktion der Muskeln ist nicht allein auf die Wundreaktion zurückzuführen, sondern stammt in erster Linie von der Reaktion des Tieres auf das Fixiermittel. Trotz vorheriger Lähmung mit MS 222 lässt sich dieser Vorgang nur selten vermeiden.

1. Längsmuskulatur:

a) Abbauphase (1. und 2. Tag) (Abb. 27b, c, 28)

Die Muskelenden in der Nähe der Wundstelle sind meist leicht angeschwollen und verlieren ihre gute Färbbarkeit, was die Interpretation der dort

ablaufenden Prozesse zusätzlich erschwert. Diese Anschwellung (in unserem Fall besonders deutlich bei *Doto fragilis*) wird von LANGE (1920) bei *Octopus* und von DYSON (1964) bei *Arion* erwähnt. Letztere nennt es „ endosomatic effect ".

Viele Phagozyten drängen sich zwischen die Muskelfasern und transportieren die beschädigten Teile brockenweise ab. Ebenso werden Kernfragmente wegge-

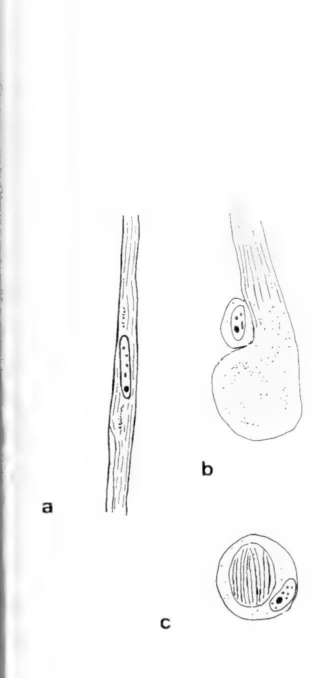


ABB. 27.

a) Normal-Muskelfaser, b) an der Wundstelle: Muskelscheide ist aufgetrieben, in diesem Fall zerfallen die Fasern in sehr feine Partikel. Ein Phagozyt hat sich eng an den Muskel angelegt. c) Phagocyt hier mit einem noch kompakten Muskelfragment.

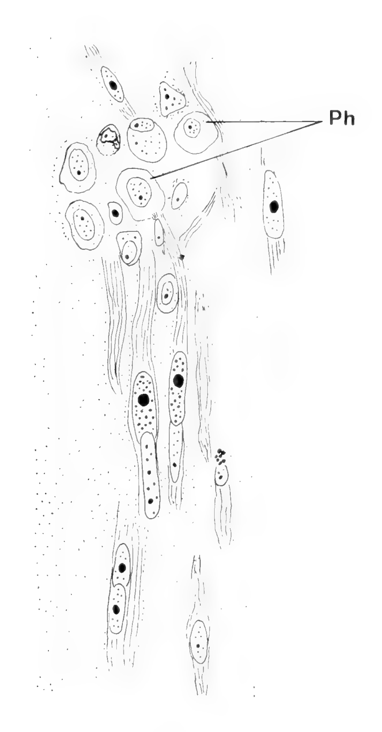


ABB. 28.

Grösseres Muskelabbaugebiet *(D. fragilis)*. Phagocyten (Ph) räumen Bruchstücke weg. Unweit der Wundstelle treten Zweiergruppierungen von Kernen in den Muskelfasern auf. Einer davon meist mit viel grösserem Nucleolus und dichter Granulierung.

chafft. Diese Phagozyten bedingen offensichtlich zusammen mit den auseinanlerbröckelnden Faserenden die Grössenzunahme. ZUCCO-CUCAGNA-NUSBAUM 1915) und PANDE (1958) beschreiben ähnliche Vorgänge beim Muskelabbau von *'lacida* resp. *Arion*. In den Phagozyten bleiben solche Muskelreste verglichen nit anderen weggeschafften Geweben noch lange deutlich erkennbar (Abb. 27c), elbst wenn die transportierende Zelle schon nach dorsal in die Pericard-Nierenegend gewandert ist. Diese Beobachtung wird auch für *Polychaeten* erwähnt

(CLARK 1962). Die Kerne der nahe an der Wundstelle gelegenen Faserbündel treten auffallend hervor. Die Form ist weniger langgestreckt, also mehr oval, die Färbung ist intensiver, Granulierung und Nucleolus sind deutlicher und grösser. Bei *Doto pinnatifida* zeigen sich in den Kernen nach Haematoxylinfärbung manchmal schwarze, stäbchenartige Strukturen. Diese sind hie und da auch in Muskelkernen unbeschädigter Körperteile anzutreffen. So ist es fraglich, ob ein direkter Zusammenhang mit der Regeneration besteht.

b) *Aufbauphase* (vom 3. Tage an) (Abb. 23)

Die Enden der vom Körper herkommenden Fasern verlieren sich an der Basis des Regenerates. Bereits sind aber zahlreiche Myoblasten vorhanden. Sie legen sich in Fortsetzung des Muskelstumpfes hinter- und nebeneinander. Noch liegen sie unregelmässig, sind aber bereits bis unter die Epidermis zu verfolgen und gruppieren sich auch um den auswachsenden Schlauch der Mitteldarmdrüse.

Wie die Entstehung der Myoblasten im Detail erfolgt, werden wir mit den gewöhnlichen, lichtoptischen Methoden nicht klären können. Viele der jungen Myoblasten lassen sich von den dichtliegenden Amoebozyten und Bindegewebezellen nicht mit Sicherheit unterscheiden. Es ist nicht auszuschliessen, dass unter den so rasch und zahlreich auftretenden Myoblasten auch umgebildete Amoebozyten sind, wie dies auch für *Nephtys* unter den Polychaeten von CLARK (1962) vermutet wird.

Im sich ansammelnden Bindegewebe, in dem auch die Myoblasten liegen, sind vom dritten Tage an Mitosen vorhanden. Bei den in Teilung begriffenen Blastemzellen ist es aber oft nicht möglich, den Zelltyp mit Sicherheit zu bestimmen.

6.—19. Tag (Abb. 24)

Die Zahl der Myoblasten nimmt zu; ihre Plasmaanteile werden grösser und länger und deuten die Fasernatur an. Sie lagern sich hintereinander und richten sich dem Epithel entlang aus. Die Differenzierung scheint von proximal nach distal zu erfolgen, jedenfalls sind in Körpernähe zuerst lange, zusammenhängende Fasern zu beobachten.

3—4 Wochen

Die Kerne der neuen Fasern, die jetzt wieder als Bündel den Kolben durchziehen, sind langgestreckt. Während bei Myoblasten der Kern im Plasma eine Anschwellung hervorruft, umhüllt die fertige Faser diesen zylinderförmig. Die regenerierten Muskeln erreichen nicht den Umfang der ontogenetisch entstandenen. Zu welchem Zeitpunkt die Funktion wieder aufgenommen wird, lässt sich aus den Schnittbildern nicht ablesen.

?. *Ringmuskulatur* (Abb. 24)

Ring- und Längsmuskulatur werden durch die gleichen Myoblasten aufge-›aut. Um den 4.—6. Tag nehmen die Myoblasten Kontakt miteinander auf und ›rientieren sich quer zur Kolbenachse. Etwas später sind sie miteinander ver-vachsen.

Am 7. und 8. Tag sind besonders die Fasern der neuen Kolbenbasis schon ıuf längere Strecken zu verfolgen und zwischen dem 9.—19. Tag findet zusehends ·ine Erstarkung dieses Sphinktermuskels statt. Wie im Kapitel über das Binde-;ewebe berichtet wurde, kann ein Regenerat im Alter von 3 Wochen abgezupft verden. Der Wundverschluss funktioniert normal.

Nerven (Abb. 29 a-c)

lbbau (1.—3. Tag)

Dieser Vorgang ist nur bei *Doto fragilis* einigermassen zu verfolgen, denn die Nervenbündel sind bei dieser Art am dicksten. In Wundnähe zerfallen die abge-chnittenen Nerven in Brocken; Phagozyten chieben sich dazwischen, nehmen die Über-este auf und transportieren sie weg. In den ;leichen Nervenbündeln fallen von den ver-chiedenen vorhandenen Nervenzellen (vergl. ;eite 268) vereinzelte besonders auf. Ihre Kerne sind kugelig und viel gleichmässiger ranuliert als üblich; sie scheinen an die)berfläche des Bündels gelangt zu sein Abb. 29c).

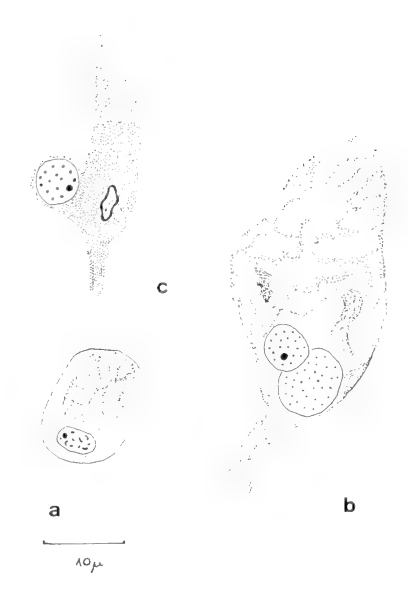


ABB. 29.

ıbbau von Nerven *(D. fragilis)*: a) Phagozyt mit Nervenresten beladen. b) Nervenfaserende in Auflö-ıng, c) zeigt einen pyknotischen Kern neben einem ichtgranulierten, auffallenden Regenerationskern.

lufbauphase (vom 3. Tag an erste sichtbare Anzeichen)

Es finden sich zwischen den Zellen des Bindegewebes und den Myoblasten olche von polygonaler Form und einem Kern, der in der Struktur dem oben rwähnten Typ gleicht. Sie ordnen sich manchmal zu kleinen Grüppchen.

Soweit bis jetzt die Situation im regenerierenden Rhinophoren durchschaubar ist, sind im Colchizinexperiment viele der Mitosen den Nerven zuzuordnen Man darf wohl annehmen, dass sich das Nervengewebe des Kolbens gleich verhält.

7./8. Tag

Bei allen Arten zeigt das Schnittbild Auswüchse neuer Fasern und diese weisen in vielen Fällen schon eine sehr feine, schwarze Granula auf (vergl. S. 268). Daneben sind meist noch einige der obenerwähnten polygonalen Zellen vorhanden.

9.—15. Tag:

An der Basis des entstehenden Regenerates sind die neuen Nervenfasern in Kontinuität mit den alten am deutlichsten zu sehen; Verzweigungen können schon über einige kurze Strecken verfolgt werden. Unter dem Epithel, im Bindegewebe zwischen den sich ausdifferenzierenden Zellen finden wir erste Anzeichen einer plexusartigen Verbreiterung der sich aufteilenden Nervenäste.

3.—4. Woche

Die Situation hat sich wenig verändert, lediglich dickerwerdende Aeste sind zu verzeichnen.

Diskussion

Angesichts der geringen Zahl von Arbeiten, die über die Regeneration bei Nudibranchiern histologische Angaben machen, werden meine Ergebnisse hier mit der Literatur über Molluskenregeneration im allgemeinen verglichen und damit auch der Versuch einer Einordnung meiner Befunde in einem grösseren Rahmen unternommen.

Wundverschluss: Bei den meisten in der Literatur behandelten Molluskenregenerationen handelt es sich um eigentliche Wundsetzungen, während in meinen Versuchen Autotomie vorliegt und somit die Wunde sehr klein ist. Im ersten Fall dauert es bis zu einem vollständigen Wundverschluss manchmal mehrere Tage. Um den Verlust von Körperflüssigkeit zu verhindern, braucht es rasche Massnahmen. Hanko *(Nassa)*, Lange *(Octopus)*, Pande *(Helix)* und Dyson *(Arion)* beschreiben das Agglutinieren von Blutzellen zu einem Pfropfen an der Wundstelle, indem zusätzlich noch andere Zellen hängen bleiben. Wohl findet auch hier wie bei *Doto* starke Muskelkontraktion zur Annäherung der Epithelränder statt, es bleibt jedoch eine zu verschliessende Fläche frei. Das darauffolgende Verhalten des Epithels wird in verschiedenen Arbeiten zu analysieren versucht: ältere Autoren beschreiben eine Abplattung der Epithelzellen am Wund-

rand mit nachheriger Ausbreitung über die Wunde. Nach TECHOW (1911) setzen die Mitosen nach der Ausdehnung ein, bei HANKO (1913) während der Wanderung. Neuere Autoren wie LANGE (1920), PANDE (1958), CHÉTAIL (1963), DYSON (1964) und BINOT (1965) beschreiben ein eigentliches Abheben des Epithels von dem angrenzenden Bindegewebe und ein aktives Kriechen der Epithelzellen über die Wundfläche. Auch bei Polychaeten mit zwar autotomierten Segmenten, aber relativ grosser Wunde wurde dieses Epithelverhalten beschrieben (CLARK 1962).

Autotomie der Kolben bringt bei *Doto*, wie bei anderen Nudibranchiern raschen Wundverschluss mit sich (ZUCCO-CUCAGNA-NUSBAUM 1915, KOMORI 1932, BÜRGIN-WYSS 1961, 1965). Bei allen drei Arten wird das Epithel am Abwurfort zusammengeschoben. Nach Ablationen von Rhinophoren, „Schwanzspitzen" oder nicht abwerfbaren Kolben (z. B. bei *Dendronotus*) finden nebst der Kontraktion ein zusätzlicher Wundverschluss durch freie Blutzellen statt.

Abbau: Es ist eindeutig, dass bei *Doto* freie Blutzellen an der Wundstelle beschädigte Gewebepartikel phagozytieren. Die beladenen Phagozyten sind auf ihrer Wanderung vorwiegend im Bindegewebe anzutreffen, viel seltener in den Blutlakunen. Zu einem späteren Zeitpunkt finden wir sie dann in der Aorta, dem Rückengefäss und vorallem im Ventrikel. Die Phagozyten mit Muskelresten sind unter den abbauenden Zellen bei weitem die grössten. PANDE (1958) und DYSON (1964) bestätigen die Rolle der Blutzellen im Abbauvorgang.

CHÉTAIL (1963) nennt neben den bis jetzt erwähnten Phagozyten, noch Histiozyten und Macrophagen, die durch Umwandlung von Muskel- und Nervenzellen entstanden sind. Entsprechendes konnte ich bei *Doto* nicht beobachten.

Dedifferenzierung und Blastembildung:

Während bei den Wirbeltieren die Abbauphase zuerst beendet sein muss, bevor die Blastembildung einsetzen kann, überlappen sich die beiden Vorgänge bei den Mollusken. Dieses Nebeneinander dauert aber bei Pulmonaten länger als bei *Doto*, wo nach 4 Tagen der Abbau beendet ist. DYSON notiert 7 Tage bei Versuchen am Mantelrand von Arion, CHÉTAIL 12 Tage für Augententakel und PANDE gar 15 Tage nach Brennwunden am Mantel von Helix.

Heute wird in der Dedifferenzierung der Gewebe in Wundnähe ein Aktivationsprozess mit gegenseitiger Beeinflussung gesehen und deutlich von den Abbauvorgängen geschieden.

Der Begriff Blastem wird sehr unterschiedlich gebraucht. SINGER (1959) nennt besonders 2 Auffassungen:

1. Das Blastem besteht aus der mesenchymalen Anhäufung und der epidermalen Bedeckung. In diesem Sinne wird der Ausdruck von DYSON (1964) gebraucht, wähernd CHÉTAIL (1963) das Regenerat in ein Exo- und ein Endoblastem unterteilt.

2. Mit der Bezeichnung Blastem ist nur der subepidermale Anteil gemeint, oft sogar beschränkt auf das mesenchymale Gewebe, also Bindegewebe und Muskulatur (CLARK 1962). Dieser Einteilung schliessen wir uns in dieser Arbeit an. Wenn ZUCCO-CUCAGNA-NUSBAUM (1915) und BÜRGIN-WYSS (1961) bei der Kolbenregeneration nur von einem Ausstülpungsprozess vorhandener Gewebe sprechen, wird die Situation zu stark vereinfacht geschen.

Blastem: a) *Bindegewebe:* Es stellt sich die Frage nach den Zellelementen, die am Aufbau teilnehmen, nach der Herkunft dieser Zellen und nach dem Teilungsmodus (Mitose, Amitose). In Bezug auf die beteiligten Zellen gehen die Meinungen der Autoren stark auseinander. NEEDHAM (1952) meint: „for such nebolous tissue as connective tissue" sei es wohl möglich, ein Auswachsen in Kontinuität zu postulieren, beweisen lasse es sich nur durch Tracer-Methoden.

ZUCCO-CUCAGNA-NUSBAUM (1915) und LANGE (1920) geben an, dass die für den Wundverschluss angesammelten Blutzellen später zu Bindegewebe würden. Bei DYSON (1964) sind es die nicht-phagozytischen Bindegewebezellen (= non phagocytic connective tissue cells), die am Blastemaufbau teilnehmen. PANDE hingegen sieht die Amoebozyten nur als Hilfe beim Wundverschluss und Abbau und später beim Transport von Glykogen. Bindegewebe hingegen wird nach ihrer Ansicht direkt aus lokalen, unbeschädigten Zellen restauriert. Gleicherweise lehnt CHÉTAIL (1963) eine Beteiligung der Amoebozyten oder Umwandlung von Bindegewebe in freie, wandernde Zellen ab.

Unsere Untersuchungen an *Doto* zeigten, dass besonders die nicht mit Phagozytose beschäftigten Blutzellen sich am Blastemaufbau beteiligen. Von der Kolbenbasis nach der Spitze hin ist oft ein Differenzierungsgefälle zu beobachten. Solche Zellen bilden um den 7. Tag Bindegewebe, „cellules spéciales" und „Wehrzellen".

Nachdem eine intensive Beteiligung von Blutzellen an der Blastembildung festgestellt wurde, stellt sich nun die Frage nach deren Bildungsort. Dies ist ein bei Gastropoden noch ungelöstes Problem. Unter den Nudibranchiern haben nur die *Doridier* eine sogenannte „Blutdrüse" oder „glande phagocytaire" nahe dem Cerebralganglion (HECHT 1896, KOLLMANN 1908, CUÉNOT 1914). Jedoch ist über deren eigentliche Funktion nichts Sicheres bekannt. Bei *Doto* ist eine deutlich erhöhte Aktivität des Ventrikelgewebes nach Kolben- oder anderen Körperteilverlusten nachzuweisen. Eine ähnliche Reaktion zeigt das Bindegewebe zwischen Pericard und Niere, speziell im Falle von *D. fragilis*, während sich diese Aktivität bei *D. pinnatifida* und *D. coronata* seitlich entlang dem Pericard abzeichnet. Zwischen Niere und Pericard ist bei den letztgenannten Arten auch nur ein sehr schmaler Gewebestreifen vorhanden. Ausserdem treten bei allen 3 Arten in den Kolben und um die Gonaden zahlreiche, kleine Lymphozyten auf, die vermutlich unmittelbar aus dem Bindegewebe entstehen. Somit ist a

eine allgemeine Beteiligung des Bindegewebesystems an der Bereitstellung von Blutzellen zu denken.

Unsere Colchizinversuche zeigten, dass im Blastem viele Mitosen vorhanden sind, im Ventrikelgewebe trotz erhöhter Zellaktivität dagegen nicht. Bei den Ansammlungen zwischen Pericard und Niere fehlen die Mitosen ebenfalls, dafür fallen die vielen Amoebozyten mit Doppelkernen auf (Abb. 26) was auf Amitose hindeutet. Meine Befunde betreffend Mitosen im Blastem stehen im Gegensatz zu denen von CHÉTAIL (1963). Sie fand nie Mitosen im Endoblastem.

b) *Muskulatur*

Die meisten Bearbeiter nehmen an, dass sich die Myoblasten aus dem Stumpf rekrutieren, ins Blastem auswandern und nach dem Auswachsen mit dem alten Muskel in Verbindung treten. Ich konnte an den betroffenen Muskelfasern Kernveränderungen nachweisen (Abb. 28), ebenso das Auftreten von Myoblasten im Blastem vom 4. Tage an. Den Loslösungsprozess konnte ich nicht verfolgen. Der Dedifferenzierungsprozess ist weder bei den Mollusken noch den so intensiv untersuchten Polychaeten geklärt (CLARK 1962). Ebenso gehen die Meinungen, ob zusätzlich andere Gewebselemente am Muskelaufbau teilnehmen, auseinander (KREMBZOW 1902, TECHOW 1911b). Auf Grund unserer Befunde möchte ich diese letzte Annahme verneinen.

Epithel

Im Falle der Mollusken sind sich alle Autoren einig, dass die Epidermis als eigenständige Schicht regeneriert, oft sogar schneller als die anderen Gewebe. Diese Beobachtung trifft auch für *Doto* zu. Es ist auffallend wie rasch hier die Drüsenzellen wieder auftreten, verglichen mit den Angaben, die für Pulmonaten-Drüsen genannt werden. Uneinigkeit herrscht hingegen darüber, ob das Epithel Zellen an das mesenchymale Blastem abgibt, wie das TECHOW (1911) und HANKO, (1913) behaupten. In der neueren Mollusken-Literatur wird diese Annahme verneint, und auch bei *Doto* ergaben sich keine Anhaltspunkte dafür.

Mitteldarmdrüse

Bei *Doto* ist es eindeutig, dass dieses Organ durch Mitosen seine Zellenzahl vermehrt und dadurch ein Auswachsen ermöglicht. Die Kerne sind von wenig Zellplasma umgeben und grosse Nucleoli weisen auf erhöhte Aktivität der Kerne hin. Die Beobachtung an Placida von ZUCCO-NUSBAUM (1915), dass sich die Zellen zuerst übermässig strecken und abflachen um Auszuwachsen und Mitosen erst sekundär auftreten, kann ich weder für *Doto* noch die erneutuntersuchten *Placida* bestätigen.

Nerven

Angaben über das Verhalten der Nerven sind sehr rar. DYSON (1964) findet nur Nervenscheidenzellen in Teilung und später im Blastem. PANDE (1958) und CHÉTAIL (1963) erwähnen ohne Details zu nennen, ein Auswachsen aus dem Stumpf. Bei *Doto* konnte wohl die Degeneration und das Auftreten auffälliger grosser Kerne an den Nervenenden verfolgt werden, die Loslösung jedoch der später vorhandenen Neuroblasten war nicht zu erkennen.

Obwohl die Experimente zur Abklärung des Ausmasses von Regenerationsfähigkeiten bei Mollusken ihren Anfang genommen haben (Spallanzani), stehen wir mit den histologisch-histochemischen Arbeiten in dieser Gruppe erst am Beginn. Das Hauptgewicht der Regenerationsforschung liegt bei den Coelenteraten, Planarien, Anneliden und den Amphibien. Ich hoffe mit dieser Studie die Aufmerksamkeit auf die gut regenerierenden Nudibranchier gelenkt zu haben. Das oft nur sporadische Vorkommen vieler ihrer Vertreter und die Schwierigkeit der Futterbeschaffung erschweren allerdings grossangelegte Versuche. Bei den meisten Arten ist eine vorangehende Beschreibung der normalhistologischen Strukturen nötig. Wenn auch die Resultate der drei hier behandelten *Doto*-Arten mit ihren Autotomie-Mechanismen nicht verallgemeinert werden dürfen, konnten doch gewisse Übereinstimmungen mit den bisher untersuchten Pulmonaten aufgezeigt werden.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Im Verlaufe der Untersuchungen zur Autotomie und Regeneration der Rückenkolben dreier *Doto*-Arten zeigte sich die Notwendigkeit, die systematischen Merkmale genauer zu erfassen.
2. Zur Kenntnis der Normalhistologie der am Regenerationsprozess beteiligten Gewebe wurden speziell die im Kolbenepithel vorhandenen Drüsen beschrieben (S. 250). Ferner wurde der Versuch unternommen, die Vielzahl der Amoebozyten in drei Gruppen einzuteilen.
3. Die Entstehung der für *Doto* typischen subepithelialen „Wehrzellen" aus freien Blutzellen konnte aufgezeigt werden. Ihr Sekret besteht vorwiegend aus ungesättigten Fettsäuren.
4. Die im Bindegewebe der Kolben dicht liegenden „Cellules spéciales" sind reich an Nucleinsäure und ohne Ausführgang. Ein direkter Zusammenhang zwischen der Grösse dieser Zellen und der Ernährung konnte nicht nachgewiesen werden.
5. Typisch für alle *Doto*-Arten ist die Basisgranula-Schicht, deren Mithilfe beim Kolbenabwurf beschrieben wird.

6. An der Innenwand der Rhinophorenscheiden konnten, besonders nach Trypanblauversuchen, Exkretionsvorgänge durch das Epithel beobachtet werden.

7. Das Problem der Autotomie wird diskutiert und die äussere Gestalt der regenerierenden Kolben beschrieben.

8. Histologie der Regenerate:

a) Nach dem Abwurf von Rückenkolben findet ein rascher Wundverschluss statt. In der zentralen Wundpartie setzen die degenerativen Vorgänge ein. Nach dem 2. Tag sind Mitosen im Epithel anzutreffen und bereits zwischen dem 4. und 6. Tag erscheinen die ersten Mucusdrüsen. Mit 2—4 Wochen sind alle zur Diskussion stehenden Epithelstrukturen wieder vorhanden. Ihr Aussehen gleicht demjenigen juveniler Kolben.

b) Die Mitteldarmdrüse wächst in Kontinuität mit dem Drüsengang aus. Die Mitosen setzen am 2. Tag ein und die Kerne zeigen 1—2 grosse Nucleoli. Nach 7—8 Tagen finden sich die ersten keulenförmig ins Lumen vorspringenden Zellen.

c) Nach Autotomie oder Wundsetzung ist im ganzen Körper ein Ansteigen der Lymphozytenzahl (I) festzustellen. Zusammen mit Phagozyten wandern sie zur Wundstelle, wo das beschädigte Gewebe phagozytiert und entfernt wird. Der Abtransport erfolgt in das Rückengefäss und den Ventrikel. Lymphozyten differenzieren sich später in Bindegewebezellen, „ Wehrzellen " und „ cellules spéciales ".

d) Das Ventrikelgewebe, sowie das Bindegewebe zwischen Pericard und Niere können als mögliche Bildungsstätten von Amoebozyten angesehen werden.

e) Beschädigte Muskel- und Nervenfasern werden von Phagozyten abtransportiert. Vom 3. Tage an sind Myoblasten und vereinzelte Neuroblasten im Blastem zu sehen. Die Myoblasten lagern sich hintereinander, nehmen miteinander Kontakt auf und verschmelzen später. Nach zwei Wochen sind längere Faserbündel sichtbar. Um den 7. Tag sind auch wieder Nervenfasern zu erkennen.

f) Die Mitosetätigkeit findet in allen Geweben bei *Doto pinnatifida* zur Nachtzeit, bei *Doto fragilis* während des Tages statt.

Summary

In the course of studying autotomy and regeneration of the cerata in certain *Doto* species, it was found necessary to examine the distinguishing characteristics of *Doto coronata, pinnatifida and fragilis.*

Contribution to the normal histology:

a) different types of glands were observed, the principal ones being mucus cells (Becherzellen) and a rarer small granular cell. *D. pinnatifida* has in addition a large granular cell-type. *D. coronata* and *fragilis* do not show these but have some „ calcium cells " located in the tips of the cerata tubercles.

b) An attempt has been made to group the free blood cells or amoebocytes into three categories.

c) In the tip of the cerata and sometimes in the rhinophores are great numbers of subepithelial „ Wehrzellen ". These glands have a duct through the epithelium and contain mainly unsaturated fatty acids.

d) In the connective tissue of the cerata cells of unknown function but rich in nucleic acid were observed = „ cellules spéciales ".

e) Typical for all three species is a granular layer at the base of the cerata which assists in the process of autotomy.

f) The rhinophore sheath has a thin inner epithelium through which excretory processes take place. This is clearly visible after experiments with trypan blue.

Problems of autotomy are discussed and the external morphology of the regenerating ceratas described.

Histology of the regenerating cerata:

Following a loss of cerata the wound is small. There is no leakage of body fluid and in a short time the edges of the epithelium are drawn together through muscular contraction. After that the epithelium in the immediate area shows degenerative changes.

After the second day a small protuberance is visible and first signs of mitosis can be observed. The cells are very small with large nuclei and distinct nucleoli In the course of growth mitosis increases and the arrangement of cells become more regular. Between the 4th to the 6th day the first mucus-glands appear, an between the 7th—11th day the granular cells of the epithelium and the ciliate cells are reformed. In 3—4 weeks all the skin elements are present but appea similar to those of cerata in an early stage of development.

The hepato-pancreatic gland is restored by mitosis in continuity with th remnant of the original gland. The nuclei of the regenerating part show distinc nucleoli. Between the 15th—20th day the outgrowing tip of the hepatopancrea forms lobes and the cells again look similar to those seen in the very young anima

After the loss of a body part there is an increasing number of lymphocyte (I) throughout the body. They migrate together with phagocytes to the wounc site the latter removing damaged material. Lymphocytes later differentiate int connective tissue cells, „ Wehrzellen " and „ Cellules spéciales ". The remove tissue is passed mainly into the dorsal vessel and the ventricle.

Ventricle tissue and connective tissue between the pericardium and the kidney are probably sources of lymphocytes.

Near the wound-site the muscle-fibres are invaded by phagocytes and fragments are carried away. By the third day many myoblasts are visible.

These appear to be arranged at a later stage in sequence and in the course of approximately 14 days the formation has grown to a new thin bundle of fibres.

The damaged tissue of the nerves is also carried away by phagocytes. By the 7th—8th day the first thin nerve fibres can be seen again.

Résumé

En cours des expériences sur l'autotomie et sur la régénération des papilles chez trois espèces de *Doto*, une revision des caractères systématiques s'est révélée indispensable.

Les glandes du tissu épithélial des papilles sont décrites. Un essai est tenté de classer en trois groupes les différents types d'amibocytes. Les « glandes défensives », typiques pour *Doto*, se révèlent être dérivées de lymphocytes libres. Leur sécrétion consiste surtout en acides gras non saturés. Les cellules spéciales, abondantes dans le tissu conjonctif des papilles, sont riches en acides nucléiques, elles sont dépourvues de canal excréteur.

Pour chaque espèce de *Doto* une couche basale de cellules remplies de granulation est décrite, ainsi que sa fonction pendant la chute des papilles.

Des expériences avec le bleu de trypan ont mis en évidence une excrétion par la couche épithéliale à l'intérieur des gaines des rhinophores.

Le phénomène de l'autotomie des papilles, ainsi que leur génèse en cours de la régénération, sont discutés.

Histologie des régénérats :

a) La fermeture de la plaie se produit immédiatement après la chute des papilles. La dégénérescence des différents tissus commence dans sa partie centrale. Les premières mitoses apparaissent dès le 2e jour dans l'épithélium. Les premières glandes muqueuses sont observées entre le 4e et le 6e jour. 3 ou 4 semaines plus tard l'on peut reconnaître toutes les structures épithéliales.

b) La glande hépatique se régénère en continuité avec les restes des tubes hépatiques. Des mitoses sont observées le 2e jour, tandis que des cellules glandulaires typiques n'apparaissent qu'après une semaine.

c) L'autotomie provoque une augmentation du nombre des lymphocytes dans tout l'animal. Dans les environs de la plaie il se forme une accumulation de lymphocytes et de phagocytes. Les cellules lésées sont incorporées et leur transport s'effectue par les voies du tube dorsal et du ventricule. Les lympho-

cytes subissent une transformation en cellules de tissu conjonctif, en glandes défensives et en cellules spéciales.

d) Les amibocytes sont probablement des cellules conjonctives du ventricule et du tissu situé entre le pericarde et le rein.

e) Le tissu musculaire ainsi que le tissu nerveux lésés sont éliminés par phagocytose. Des myoblastes et des neuroblastes apparaissent à partir du 3e jour, des fibrilles nerveuses dès le 7e jour, et vers le 15e jour de long complexes musculaires.

f) L'activité mitotique est nocturne chez *D. pinnatifida*, elle est diurne chez *D. fragilis*.

LITERATURVERZEICHNIS

Abeloos, M. 1941. *Sur la régénération du pied des Limaciens.* C. R. hébd. Séanc. Acad. Sci. Paris, 212: 675-676.

— 1942. *Sur la régénération de la tête des Mollusques gastéropodes.* C. R. hébd. Séanc. Acad. Sci. Paris, 214: 883-884.

Abolins-Krogis, A. 1961. *The histochemistry of the hepatopancreas of Helix pomatia* (L.) *in relation to the regeneration of the shell.* Ark. Zool. 13: 159-201.

— 1962. *Some features of the chemical composition of isolated cytoplasmic inclusions from the cells of the hepatopancreas of Helix pomatia* (L.). Ark. Zool. 15: 393-429.

— 1963. *The histochemistry of the mantle of Helix pomatia* (L.) *in relation to the repair of the damaged shell.* Ark. Zool. 15: 461-474.

— 1965. *Electron microscope observations on calcium cells in the hepatopancreas of the snail Helix pomatia* (L.) Ark. Zool. 18: 85-91.

Agersborg, H. P. K. 1923. *The Morphology of the Nudibranchiate Mollusc Melibe (syn. Chioraera leonina Gould).* Q. Jl microsc. Sci. 67: 508-592.

— 1925. *The sensory receptors and the structure of the oral tentacles of the nudibranchiate mollusc Hermissenda crassicornis (Eschholtz 1831) syn. Hermissenda opalescens Cooper* 1862, 1863. Acta Zool., Stockh. 6: 167-182.

Alder, J. and Hancock, A. 1855. *A Monograph of the British Nudibranchiate Mollusca.* Ray Soc., London.

Andrew, W. 1965. *Comparative Hematology.* Grune and Stratton, N. Y. and London.

Auber-Thomay, M. 1956. *Cycle de croissance et de dégénérescence musculaire chez Rhodnius prolixus Stal (Hemiptera).* J. de Microscopie 5: 28*a*-29*a*.

Baba, K. 1937. *Contribution to the knowledge on a nudibranch, Okadaia elegans.* Japan. J. Zool. 7: 147-190.

Bergh, R. 1878. *Beiträge zur Kenntnis der Aeolidiaden.* Verhandl. der k. k. Zool.-bot. Ges. Wien, Fasc. VI: 553-584.

Binot, D. 1965. *Histologie, Histochimie, Cytologie de quelques formations glandulaires du tégument d'Oncidiella celtica (Gast. Pulm.)* Cah. Biol. mar. 6: 325-346.

Bradbury, S. 1957. *A histochemical study of the pigment cells of the leech Glossosiphonia complanata.* Q. Jl microsc. Sci. 98: 301-314.

BÜRGIN-WYSS, U. 1961. *Die Rückenanhänge von Trinchesia coerulea (Montagu).* Rev. Suisse Zool. 68: 462-582.

— 1965. *The color pattern of Hermissenda crassicornis (Eschholtz, 1881) (Gastropoda, Opisth. Nudibr.)* Veliger 7: 205-215.

BULLOCK, T. H. and HORRIDGE, G. A. 1965. *Structure and function in the nervous systems of Invertebrates.* Vol. I, II. W. H. Freeman and Co. London.

BUCHNER, O. 1959. *Die Amitose der tierischen und menschlichen Zelle.* Protoplasmologia, VI, E_1.

CHÉTAIL, M. 1964. *Etude de la régénération du tentacule oculaire chez un Arionidae (Arion rufus L.) et un limacidae (Agriolimax agrestis L.)* Archs Anat. microsc. 52: 129-203.

CHILD, C. M. 1905. *Regeneration in Nudibranchs.* Science, N. S.: 21, 851.

CLARK, M. E. and R. B. 1962. *Growth and Regeneration in Nephtys.* Zool. Jb., Physiol. 70: 24-90.

CLARK, R. 1964. *Dynamics in metazoan evolution.* Clarendon Press, Oxford.

CRAWFORD, G. N. C. and BARER, R. 1951. *The action of formaldehyde on living cells as studied by phase-contrast microscopy.* Q. Jl microsc. Sci. 92: 403-452.

CUÉNOT, L. 1891. *Études sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale.* Arch. Zool. exp. gén., (Sér. 2) 9: 13-90.

— 1914. *Les organes phagocytaires des Mollusques.* Arch. Zool. exp. gén. 54: 267-305.

DAVENPORT, C. B. 1893. *On the development of the cerata in Aeolis.* Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. 24: 141-148.

DESROCHES, P. 1907. *Régénération de la coquille chez les gastéropodes aquatiques.* Mém. Diplôme d'Etudes sup. Paris.

DUNDEE, D. 1953. *Formed elements of the blood of certain freshwater mussels.* Trans. Amer. microsc. Soc. 72: 254-263.

DYSON, M. 1964. *An experimental study of wound healing in Arion hortensis.* Ph. D. Thesis, Bedford College, London.

EDMUNDS, M. 1966. *Protective mechanisms in Eolidacea (Mollusca, Nudibranchia).* J. Linn. Soc. (Zool.) 47: 27-71.

ELIOT, C. 1910. *A Monograph of the British Nudibranchiate Mollusca,* Part VIII (Supplementary). Ray Soc., London, 198 pp.

EVANS, T. J. 1922. *Calma glaucoides, a study in adaptation.* Q. Jl microsc. Sci. 66: 439-455.

FAURÉ-FREMIET, E. 1927.*a. Les amibocytes des Invertébrés à l'état quiescent et à l'état actif.* Arch. Anat. Micr. 23: 99-173.

— 1927.*b. Les amibocytes des Invertébrés.* Bull. d'Hist. appliquée 4: 33-39.

FORREST, J. E. 1953. *On the feeding habits and the morphology and mode of functioning of the alimentary canal in some littoral dorid nudibranchiate mollusca.* Proc. Linn. Soc. London 164: 225-235.

FREDERICQ, L. 1883. *Sur l'autotomie ou mutilation par voie réflexe comme moyen de défense chez les animaux.* Arch. Zool. exp. gén. sér. 2 K, I, 413-426.

FRENZEL, J. 1891. *Über die Selbstverstümmelung (Autotomie) der Tiere.* Arch. f. Physiol. *50 :* 191-214.

FRETTER, V. 1938. *The structure and function of the alimentary canal of some tectibranch molluscs, with a note on excretion.* Trans. Roy. Soc. Edinb. 59: 599-647.

Fretter, V. 1940. *On the structure of the gut of the ascoglossan nudibranchs.* Proc. Zool. Soc. London, B 110: 185-198.

— 1952. *Experiments with P^{32} and I^{131} on species of Helix, Arion and Agriolimax.* Q. Jl microsc. Sci. 93: 133-146.

Gabe, M. and Arvy, L. 1961. *Gland Cells.* In: *The Cell,* ed. Brachet, J. and Mirsky, A., Vol. V. 1-85. Acad. Press.

Garstang, W. 1890. *A complete list of the opisthobranchiate Mollusca found at Plymouth.* J. mar. biol. Ass. U. K., N. S. 1, 399-457.

Gatenby, B. and Hill, J. 1934. *Improved technique for non-aseptic tissue culture of Helix aspersa with notes on molluscan cytology.* Q. Jl microsc. Sci. 76: 331-352.

George, W. 1941. *Comparative hematology and the functions of the leucocytes.* Quart. Rev. Biol. 16: 426-439.

George, W. C. and Ferguson, J. H. 1950. *The blood of gastropod molluscs.* J. Morph. 86: 315-327.

Gilev, V. P. 1960. *Die Untersuchung einiger Elemente des Muskelgewebes in seiner Histogenesis und Regeneration.* Verh. 4 Int. Kongr. f. Elektronenmikr. 2: 321-323. Springer.

Glaser, O. 1910. *The nematocysts of Eolids.* J. exp. Zool. 9: 117-142.

Gonor, J. 1961. *Observations on the biology of Lobiger serradifalci, a shelled saccoglossan Opisthobranch from the Mediterranean.* Vie et Milieu 12: 381-403.

Goodrich, E. S. 1920. *The pseudopodia of the leucocytes of invertebrates.* Q. Jl microsc. Sci. 64: 19-26.

Graham, A. 1938. *The structure and function of the alimentary canal of Aeolid molluscs with a discussion on their nematocysts.* Trans. Roy. Soc. Edinb. 59: 267-307.

Haefelfinger, H. R. 1961. *Beiträge zur Kenntnis von Peltodoris maculata Bergh.* Rev. suisse Zool. 68: 331-343.

Hanko, B. 1913. *Über das Regenerationsvermögen und die Regeneration verschiedener Organe von Nassa mutabilis.* Arch. Entw. mech. Org. 38: 447-507.

Haughton, J. 1934. *Amoebocytes and allied cells in invertebrates.* J. Roy. microsc. Soc. 54: 246-262.

Hay, E. 1962. *Cytological studies of dedifferentiation and differentiation in regenerating amphibian limbs.* Symposium: Regeneration, ed. Rudnick, D. New York.

Hecht, E. 1896. *Contribution à l'étude des Nudibranches.* Mém. Soc. zool. France, 8, und Thèse, Paris, 173pp.

Henneguy, L. F. 1915. *Sur la structure des cellules épithéliales des Eolidiens.* C. R. Soc. Biol. 67: 80-82.

— 1925.*a Contribution à l'histologie des Nudibranches.* Arch. Anat. micr., Paris 21: 400-468.

— 1925.*b Sur un tissu spécial d'Elysia viridis* Montagu. Bull. Soc. zool. Fr. 50: 61-64.

Herdman, W. A. 1890. *On the structure and functions of the cerata or dorsal papillae in some nudibranchiate mollusca.* Q. Jl. microsc. Sci. 31: 41-63.

Herlant-Meewis, H. 1964. *Regeneration in Annelids.* Advances in Morphogenesis 4: 155-211.

Hoffmann, H. 1932-4. *Opisthobranchia.* Teil I. In: Bronn's Klassen u. Ordnungen des Tierreichs, Bd. 3: Mollusca, Abt. 2: Gasteropoda, Buch 3: Opisthobranchia. Leipzig.

JACKSON, S. F. 1964. *Connective Tissue Cells.* In: The Cell, ed. Brachet, J. and Mirsky, A., Vol. VI, 387-520. Acad. Press.

KIORTSIS, V. and TRAMPUSCH, H. A. L. ed. 1965. *Regeneration in animals and related problems.* North-Holland Publ. Co., Amsterdam, 568.

KOLLMANN, M. 1908. *Recherches sur les leucocytes et le tissu lymphoide des invertébrés.* Ann. Sc. Nat., Zool. (9) 8: 1-240. (Thèse, Paris).

KOMORI, S. 1932. *Origin of the eolidian nematocysts from the standpoint of regeneration.* Annotnes Zool. jap. 13: 391-399.

KORSCHELT, E. 1927. I. *Regeneration.* Berlin, 813.

KREMBZOW, E. 1902. *Über den Bau und die Entwickelung der Rückenanhänge der Aeolidier.* Arch. mikr. Anat. 59: 181-210.

KROHN, A. 1842. *Über Vertumnus tethicola.* Müllers Archiv, 9, 418.

— 1847. *Observations sur deux nouveaux genres de Gastéropodes (Lobiger et Lophocercus).* Ann. Sc. Nat. (3) 7: 52-60.

LABBÉ, A. 1929. *Les organes palléaux (Caryophillidies) et le tissu conjonctif du manteau de Rostanga coccinea Forbes.* Arch. Anat. microsc. Paris 25: 87-103.

LANGE, M. 1920. *On the regeneration and finer structure of the arms of the Cephalopods.* J. exp. Zool. 31: 1-40.

LAVIOLETTE, D. 1954. *Etude cytologique et expérimentale de la régénération germinale après castration chez Arion rufus L.* Ann. Sc. nat. 16: 427-535.

LEMCHE, H. 1962. *Doto Oken: proposed validation under the plenary powers.* Bull. zool. Nomencl. 19: 156-159.

LIEBMAN, E. 1946. *On Trephocytes and Trephocytosis, a study on the role of leucocytes in nutrition and growth.* Growth, 10: 291-330.

LISON, L. 1936. *Histochimie Animale.* Gautier-Villars, Paris. 320.

LOWY, J. and HANSON, J. 1962. *Ultrastructure of invertebrate smooth muscle.* Physiol. Rev. 42 (Supp. 5): 34-47.

MANIGAULT, P. 1939. *Recherches sur le calcaire chez les Mollusques. Phosphatase et précipitation calcique. Histochimie du calcium.* Ann. Inst. océanogr. 18: 381-426.

MARINE BIOLOGICAL ASSOCIATION 1957. *Plymouth Marine Fauna*, 3rd. ed. 371.

MCGEE-RUSSELL, S. M. 1957. *Tissues for assessing histochemical methods for calcium.* Q. Jl microsc. Sci. 98: 1-8.

MILLER, M. C. 1961. *Distribution and food of the nudibranchiate Mollusca of the south of the Isle of Man.* J. anim. Ecol. 30: 95-116.

— 1962. *Annual cycles of some Manx nudibranchs with a discussion of the problem of migration.* J. anim. Ecol. 31: 545-569.

MILLOT, N. 1937. *On the structure and function of the wandering cells in the wall of the alimentary canal of Nudibranchiate Mollusca.* J. exp. Biol. 14: 405-412.

MONTGOMERY, T. H. 1898. *Comparative cytological studies, with especial regard to the morphology of the nucleolus.* J. Morph. 15: 266-561.

MORTON, H. 1920. *Untersuchungen über die Hautsinnesorgane der Mollusken. I. Opisthobranchia.* Abh. senckenb. naturf. Ges. 36: 447-473.

NEEDHAM, A. E. 1952. *Regeneration and wound-healing.* Methuen's Monogr., London. 152.

ODHNER, N. 1922. *Norwegian Opisthobranchiate Mollusca in the collection of the Zoological Museum of Kristiania.* Nyt Mag. Naturvid. 60: 1-47.

— 1934. *The Nudibranchiata. Brit. Antarct. (« Terra Nova ») Exped.* 1910, Zool. 7: 229-310.

Odhner, N. 1936. *Nudibranchia Dendronotacea, a revision of the System.* Mém. Mus. Hist. Nat. Belg. Sér. 2 (3): 1057-1128.

Odum, H. T. 1951. *Nudibranch spicules of amorphous calcium carbonate.* Science, 114, 395.

Pande, B. P. 1958. *Wound-healing and regeneration in the snail Helix aspersa and the earthworm Lumbricus terrestris.* Ph. D. Thesis, Univ. of Reading.

Parona, C. 1892. *L'autotomia e la regenerazione delle appendici dorsali* (Phœnicurus) *nella Tethys leporina.* Atti Soc. Ligust. Sci. Nat. Geogr. 2: 3-17.

Parry, D. A. 1957. *Spider leg muscles and the autotomy mechanism.* Q. Jl microsc. Sci. 98:331-340.

Pearse, E. 1961. *Histochemistry (Theoretical and Applied).* J. and A. Churchill Ltd., London. 998.

Pelseneer, P. 1920. *Variations et leur hérédité chez les Mollusques.* Acad. Roy. Belg. Mém., Sér. 2, 5: 1-821.

Prenant, M. 1924. *Contribution à l'étude cytologique du calcaire.* Bull. Biol. Fr. Belg. 58: 331-388.

Pruvot-Fol, A. 1954. *Mollusques opisthobranches.* Faune Fr., No. 58, 460.

Przibram, H. 1909. *Experimental-Zoologie. 2. Regeneration.* Leipzig u. Wien. 338.

Riggenbach, E. 1901. *Beobachtungen über Selbstverstümmelung.* Zool. Anz. 24: 587-593.

Risbec, J. 1928. *Contribution à l'étude des nudibranches néocalédoniens.* Faune des Colonies franc. 2 (1): 324.

Schlote, F. W. 1955. *Die Erregungsleitung der Gastropodennerven und ihr histologisches Substrat.* Z. vergl. Physiol. 37: 373-415.

— 1957. *Submikroskopische Morphologie von Gastropodennerven.* Z. Zellforsch. 45: 543-568.

Singer, M. 1959. *The influence of nerves on regeneration.* in: Regeneration in Vertebrates, ed. C. S. Thornton, Chicago Press, Chicago.

Sioli, H. 1935. *Über den Chemismus der Reparatur von Schalendefekten bei Helix pomatia.* Zool. Jb., Physiol. 54: 507-534.

Si Tschang 1931. *Contribution à l'étude des mollusques opisthobranches de la côte provençale.* Thèse, Lyon 222.

Smith, G. A. 1889. *Notes on the genus Lobiger.* Ann. Mag. nat. Hist., Ser. 6,3: 308-311.

Starmühlner, F. 1956. *Beiträge zur Mikroanatomie und Histologie des Darmkanals einiger Opisthobranchier.* I. Sitz. ber. öster. Akad. Wiss. 165: 93-152.

Swennen, C. 1961. *On a collection of Opisthobranchia from Turkey.* Zool. Meded. 38: 41-75.

Takatsuki, S. 1934. *On the nature and functions of the amoebocytes of Ostrea edulis.* Q. Jl microsc. Sci. 76: 379-431.

Techow, G. 1911*a*. *Zur Kenntnis der Schalenregeneration bei den Gastropoden.* Arch. Entw. mech. Org. 31: 258-288.

— 1911*b*. *Zur Regeneration des Weichkörpers bei den Gastropoden.* Arch. Entw. mech. Org. 31: 353-386.

Trinchese, S. 1877-79. *Aeolididae et famiglie affini del Porto di Genova.* Bologna.

Vayssière, A. 1888. *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques Opisthobranches du Golfe de Marseille.* II. Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille, 3.

Wagge, L. E. 1951. *The activity of amoebocytes and of alkaline phosphatase during the regeneration of the shell in the snail Helix aspersa.* Q. Jl microsc. Sci. 92: 307-321.

WAGGE, L. E. 1955. *Amoebocytes.* Internat. Rev. Cytology, 4, ed. Bourne, G. H. and Danielli, J. F., Acad. Press, 31-78.

WIGGLESWORTH, V. B. 1956. *The haemocytes and connective tissue formation in an insect, Rhodnius prolixus.* Q. Jl microsc. Sci. 97: 89-98.

WILBUR, K. M. 1964 *Shell formation and regeneration.* In: *Physiology of Mollusca,* ed. Wilbur, K. M. and Yonge, C. M., Vol. 1, 243-282. Acad. Press.

ZUCCO-CUCAGNA, A. and NUSBAUM, J. 1915. *Fragmente über Restitution bei den Nudibranchiern* (*Hermaea dendritica* Alder u. Hancock). Arch. Entw. mech. Org. 41: 558-578.

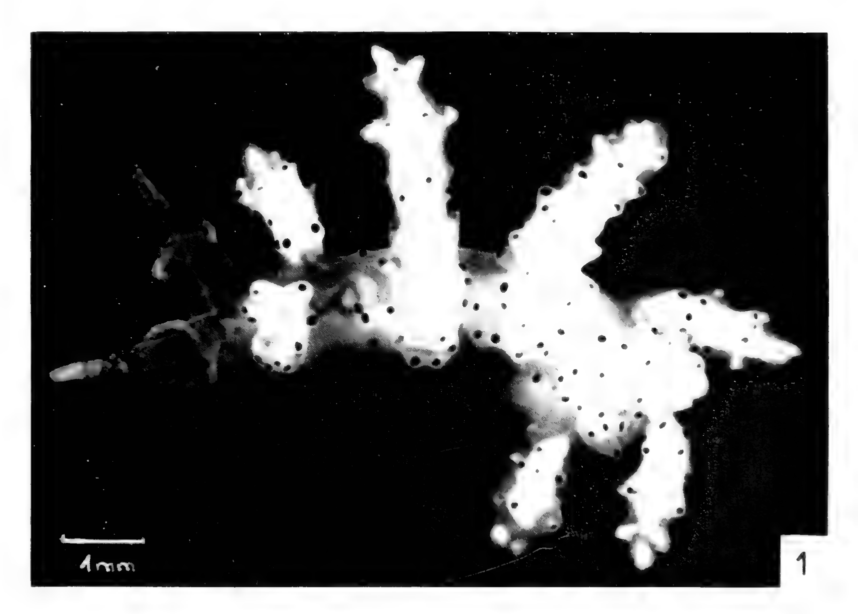


FIG. 1.
Doto pinnatifida, junges Exemplar, 7 mm.

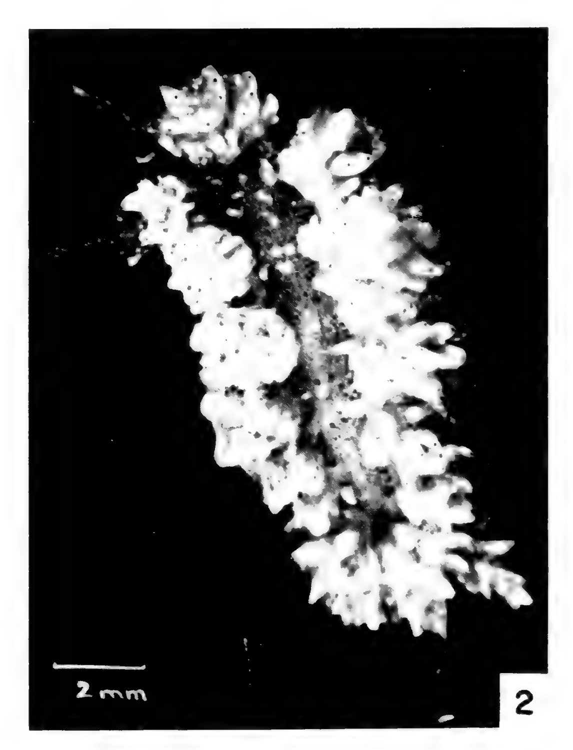


FIG. 2.
Doto pinnatifida, sehr grosses Exemplar, 15 mm.

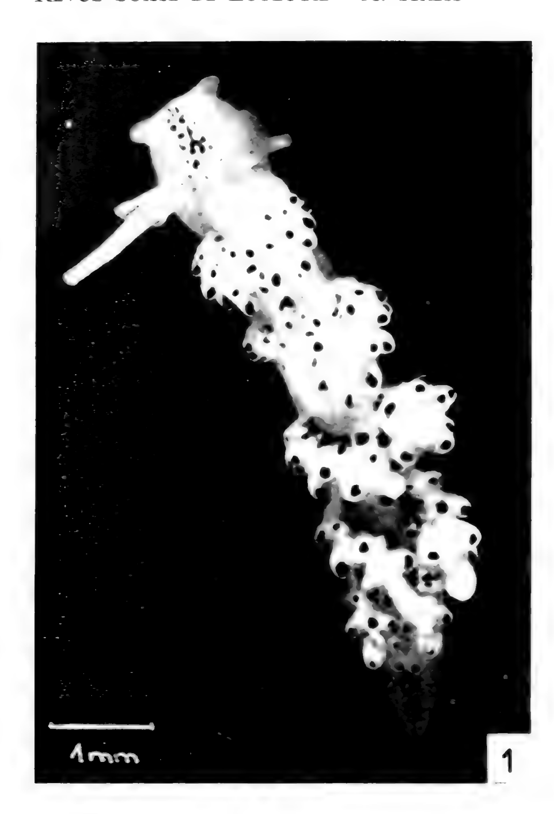


FIG. 1. *Doto coronata*, 7 mm.

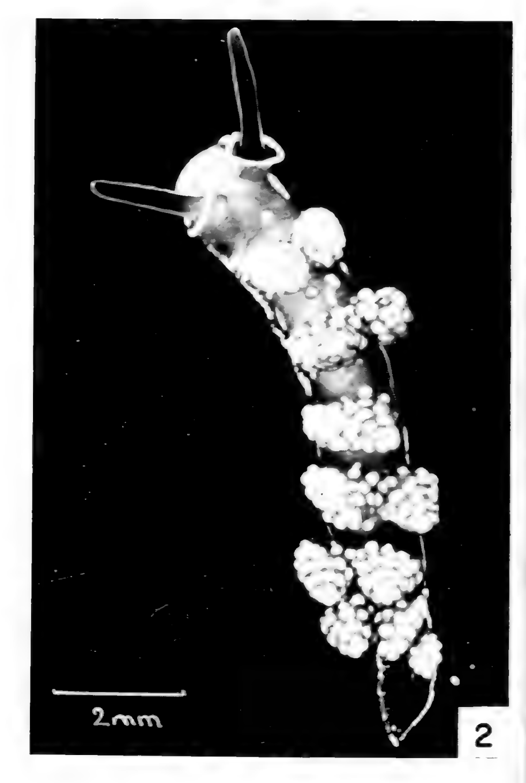


FIG. 2. *Doto fragilis*, 10 mm.

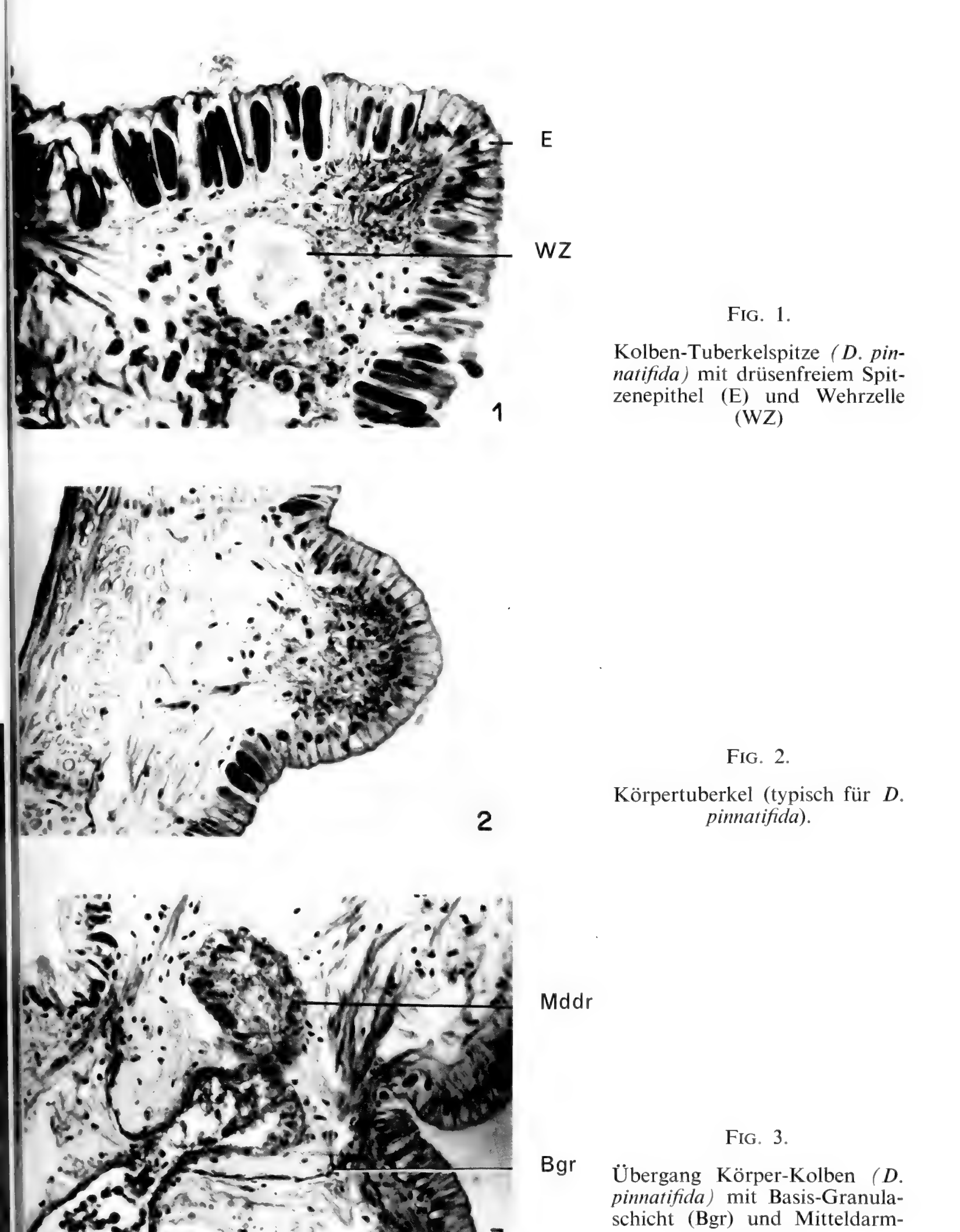


FIG. 1.

Kolben-Tuberkelspitze *(D. pinnatifida)* mit drüsenfreiem Spitzenepithel (E) und Wehrzelle (WZ)

FIG. 2.

Körpertuberkel (typisch für *D. pinnatifida*).

FIG. 3.

Übergang Körper-Kolben *(D. pinnatifida)* mit Basis-Granulaschicht (Bgr) und Mitteldarmdrüse (Mddr).

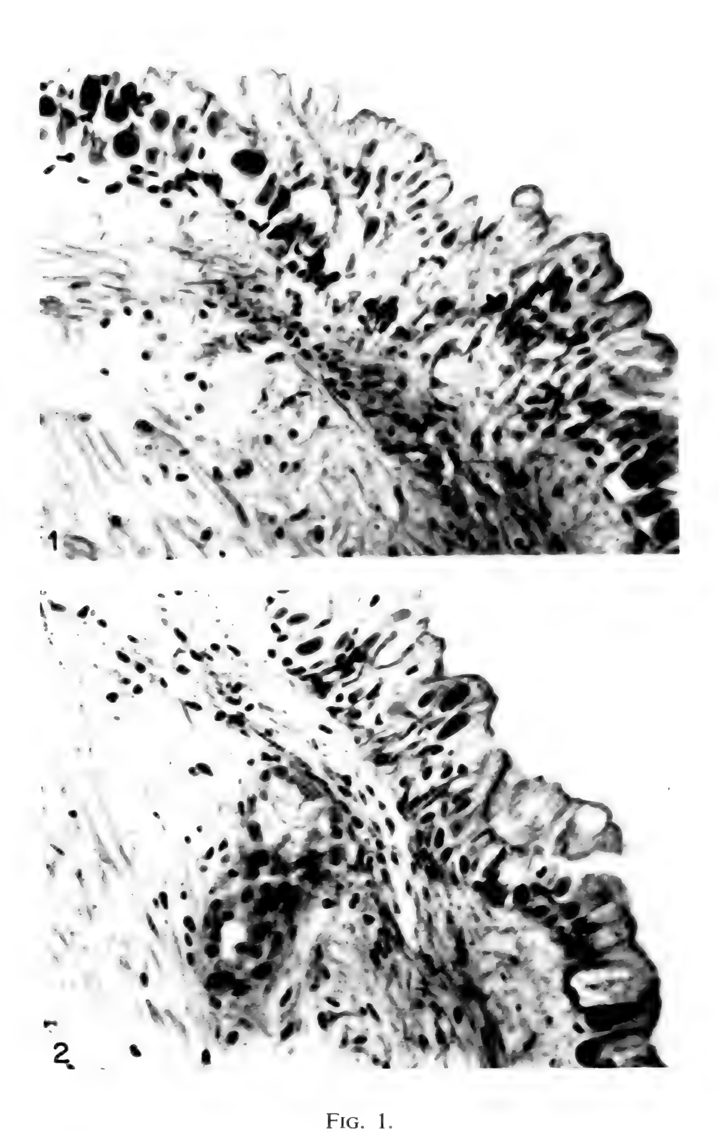


FIG. 1.

Wunde nach Ende des 1. Tages *(D. pinnatifida)*: Abbauzone und zusammengeschobenes Epithel deutlich.

FIG. 2.

Gleiches Stadium, aber mit Anschnitt der Mitteldarmdrüse.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE 305
Tome 75, n° 10 — Août 1968

Les Geckonidés de la Colombie

par

B. MECHLER

Institut de Zoologie de l'Université et Muséum d'Histoire naturelle de Genève

Avec 49 figures dans le texte

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION

La Colombie, d'une superficie vingt-sept fois plus grande que celle de la Suisse est située au point de jonction des continents américains. Elle baigne dans les eaux du Pacifique et de l'Atlantique et est arrosée par de multiples réseaux hydrographiques. Son relief culmine à 6000 m. Ce pays, subissant conséquemment des effets climatiques extrêmes, détient des conditions propices à une multiplicité florale et faunique prodigieuse. Paradoxalement, bien qu'attrayant et possédant de nombreuses voies de pénétration, il n'a pas encore inventorié ses richesses animales. Peu de missions scientifiques s'y sont rendues pour y entreprendre une étude systématique et dans ce domaine, tout est confiné à des efforts isolés, la plupart du temps à peine ébauchés.

Les connaissances herpétologiques sur la Colombie sont actuellement insuffisantes en regard des problèmes qui se posent. En effet, plusieurs espèces ne sont que très peu représentées dans les collections des musées, ou même, n'ont jamais été retrouvées depuis leur description. Il en est de même des informations sur leur écologie et sur leur éthologie qui ne sont que trop rares.

Dans ce travail, je m'efforce donc de résumer l'état actuel de ces connaissances tout en tentant d'y apporter une contribution complémentaire. Mon intérêt s'est plus spécialement porté sur les Sphérodactylinés — sous-famille de geckos propre au Nouveau-Monde — et en particulier sur deux de ces genres qui sont précisément liés à ce pays: *Lepidoblepharis* et *Pseudogonatodes*.

* * *

Je tiens à exprimer ma vive gratitude à tous ceux qui, d'une manière ou d'une autre, ont facilité la réalisation de ce travail; elle s'adresse à MM. M. Fischberg et H.-J. Huggel, professeurs à l'Institut de Zoologie de l'Université de Genève, V. Aellen et P. Schauenberg, respectivement sous-directeur et conservateur au Muséum d'Histoire naturelle de Genève, G. Dahl, F. Medem et Don Carlos Velasquez, du Laboratoire de Recherches ichtyologiques et fauniques de la Corporation autonome des vallées du Magdalena et du Sinu, à Cartagena.

Ma gratitude va également aux directeurs des Musées d'Histoire naturelle de Genève, Bâle, Neuchâtel et Turin: MM. E. Dottrens, L. Forcart, A. Quartier et U. Parenti qui m'ont donné accès aux collections de geckos.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La présente étude porte sur l'examen de 117 spécimens de Geckonidés de Colombie ainsi que sur 37 autres exemplaires de provenance avoisinante. Certaines espèces étudiées dans ce dernier groupe présentent d'étroites relations taxonomiques avec les espèces colombiennes.

La majeure partie de ce matériel (108 spécimens) a été récoltée lors de diverses prospections qu'il m'a été donné de faire en Amérique du Sud (1963-1964-1965). Elle est déposée au Muséum d'Histoire naturelle de Genève. En plus de la mise à contribution de la collection de geckos de ce musée, il s'est avéré utile de réexaminer la collection herpétologique du Musée d'Histoire naturelle de Neuchâtel constituée par O. Fuhrmann et E. Mayor au cours de leur voyage en Colombie (cf. Peracca 1914); l'étude de ce matériel a été fructueuse puisqu'il contient quelques spécimens d'espèces très rares, voire inédites. Afin d'établir le statut de celles-ci, j'ai été amené à examiner du matériel du Musée d'Histoire naturelle de Bâle ainsi que des Musées de Zoologie et d'Anatomie comparée de l'Université de Turin.

La provenance du matériel examiné est indiquée par les abréviations ci-après:

MHNN: Musée d'Histoire naturelle de Neuchâtel,
MZAT: Musei de Zoologia et Anatomia comparata della Università di Torino,
MHNG: Muséum d'Histoire naturelle de Genève,
NHMB: Naturhistorisches Museum Basel.

Le matériel sans indication de source provient de mes propres récoltes.

La nomenclature morphologique adoptée est celle proposée par PETERS (1964) sauf en ce qui concerne les écussons (cf. TAYLORD et LEONARD 1956) et l'écaillure sous-caudale (cf. PASTEUR 1959).

Ecussons. — Les mâles des Sphérodactylinés montrent dans la région pelvienne des écailles ventrales glandulaires spécialisées dénommées par les auteurs anglo-

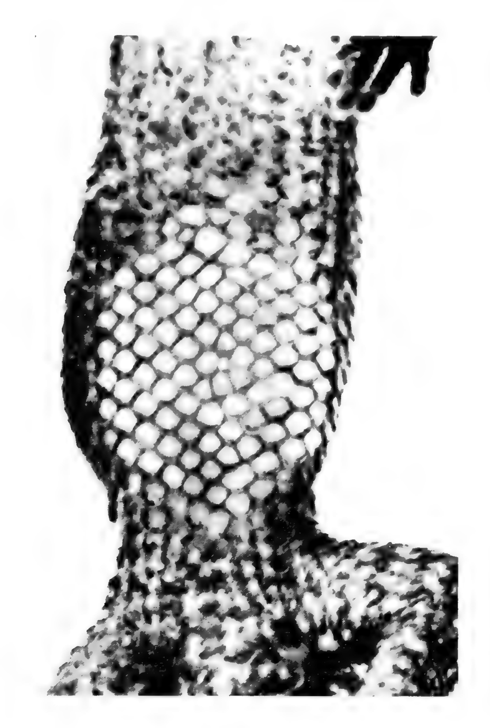


FIG. 1.

Ecussons abdominaux chez *Lepidoblepharis s. sanctaemartae.*

saxons « escutscheon scales », c'est-à-dire « écussons ». Cette particularité anatomique externe qui peut se retrouver chez certains représentants de la sous-famille des Geckoninés (*Lygodactylus*, PASTEUR 1964) a été particulièrement bien étudiée

par Taylor et Leonard (1956) chez les Sphérodactylinés. Ces deux auteurs supposent que les écussons représentent un stade primitif de la formation des pores fémoraux et préanaux qui n'existent pas chez les Sphérodactylinés. La localisation, la forme et le nombre des écussons des Sphérodactylinés peuvent servir, au même titre que les pores fémoraux et préanaux des Geckoninés, comme caractères repères de la progression évolutive au sein d'un genre ou de la famille. Ce caractère mérite donc d'être étudié et analysé chez les diverses espèces de Sphérodactylinés où, cependant, je me bornerai uniquement à les décrire sans tirer de conclusion concernant l'évolution des espèces considérées.

Ecaillure sous-caudale. — Récemment, Pasteur a découvert l'importance des écaillures ventrales et caudales pour la systématique des geckos (1959). Dans une étude ultérieure du genre *Lygodactylus* et de ses formes affines, Pasteur a proposé une nomenclature pour désigner les éléments et les diverses modalités de la périodicité caudale.

Définitions. — La queue originelle des geckos est fondamentalement verticillée. Les écailles caudales et dorsales ne se recouvrant généralement pas, la légère constriction annulaire qui marque les plans d'autotomie est distincte extérieurement; les écailles sont plus écartées antéro-postérieurement à son niveau.

Un verticille comprend toutes les couronnes d'écailles situées entre deux constrictions successives, donc entre deux plans d'autotomie.

Les écailles de la face ventrale dessinent fréquemment un motif symétrique par rapport au plan saggital. Ce motif se répétant avec les vertèbres constitue par cette répétition une périodicité de l'écaillure médio-ventrale de la queue. Chaque motif forme une période qui est caractérisée par la succession de deux types d'écailles médio-ventrales:

> une écaille (ou paire d'écailles) médiane distale flanquée de deux petites écailles alterne avec une ou plusieurs écailles (ou paires d'écailles) médianes qui ne sont bordées que par une seule écaille.

Il existe donc une répétition d'écailles bibordées (B) séparées par des écailles unibordées (U). Les écailles bordant la file médiane deviennent les bordantes dont on distingue une proximale (p) et une distale (d) flanquant l'écaille bibordée et des bordantes intermédiaires (i) plus grandes.

Les écailles unibordées sont au nombre de une à trois rarement quatre et définissent des queues à période de 2, à période de 3, etc., ou à périodicité de mode 2, 3, 4 ou 5.

Ci-après, selon Pasteur, est reproduite partiellement la classification des types d'écaillure ventrale de la queue originelle chez les geckos:

A. Ecaillure apériodique: 3 types

B. Ecaillure périodique normale:

a) Type entier ou impair (selon fig. 2).
Une seule file d'écailles médianes.

b) Type semi-divisé. Alternance, dans la file médiane, d'écailles entières et de paires d'écailles dont la suture se trouve dans le plan saggital. Deux cas principaux:

1. Unibordées impaires et bibordées paires (fig. 3).
2. Unibordées paires et bibordées impaires.

c) Type divisé ou pair. Deux files médianes contiguës.

C. Ecaillure périodique anormale:

Il y a une périodicité mais elle ne correspond pas au cas général défini dans le texte.

La grande importance de l'écaillure ventrale de la queue des Geckos réside dans le fait qu'elle est le plus souvent spécifique et parfois sub-spécifique (Pasteur 1959). Dans le cas des espèces qui possèdent une série d'écailles périodiques sous la queue, le nombre des écailles unibordées entre deux écailles bibordées est constant. De même, si des écailles médio-ventrales sont divisées en deux par un sillon longitudinal, ce sera toujours les mêmes dans chaque période chez tous les représentants de l'espèce.

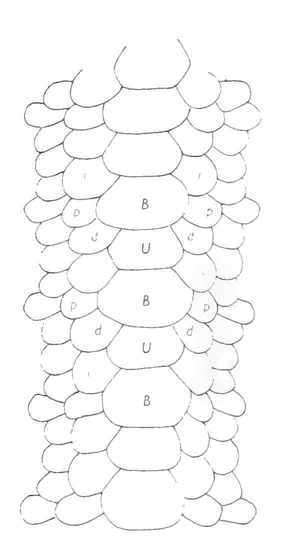


Fig. 2.

Ecaillure sous-caudale chez *Lepidoblepharis festae* subsp. nov.

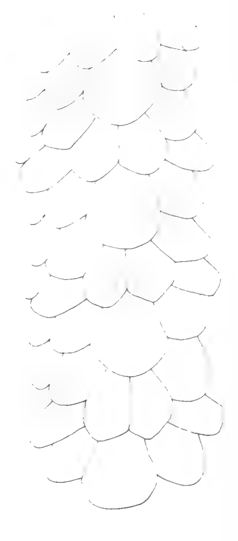


Fig. 3.

Ecaillure sous-caudale chez *Lepidoblepharis f. festae.*

Mensurations. — Chaque herpétologue possède une notion très personnelle des mensurations qu'il effectue. Ainsi, un même terme peut exprimer plusieurs modes de mesures dont les limites sont définies de façon différente par chaque auteur. Il est très difficile de connaître exactement les limites précises des mensurations publiées qui ne peuvent être que rarement comparées avec certitude.

De plus, certaines mesures qui ne présentent aucune rigueur scientifique, donc aucun intérêt, continuent à être prises en considération par les herpétologues. Il en est ainsi de la mesure des membres qui est très aléatoire et il est souvent bien difficile de trouver deux fois le même résultat pour cette mesure. Ce manque de précision me contraint à ne point m'intéresser à ce paramètre qui, pourtant se retrouve dans toutes les descriptions. La mesure de la longueur de la queue subséquemment celle de la longueur totale n'offrent guère plus d'intérêt, car presque tous les spécimens adultes de geckos ont leur queue coupée ou régénérée. Ces deux mesures ne sauraient avoir de signification, sauf raison spéciale; cependant de nombreux herpétologues indiquent la longueur totale et la longueur de la queue sans mentionner l'état de cette dernière. Les erreurs d'interprétation et le manque de précision dans les mesures de certains paramètres m'amène à préciser le mode des mesures effectuées dans ce travail.

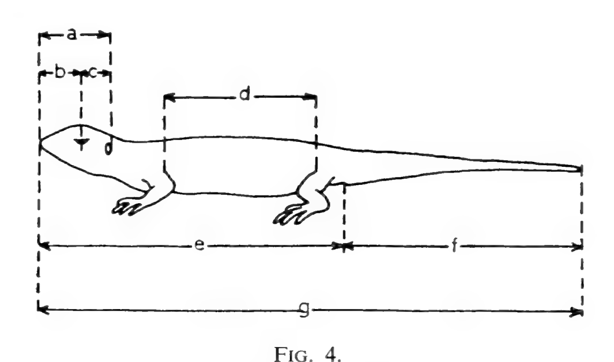


Fig. 4.
(Selon Peters 1964).

A. *Largeur de la tête.* — La plus grande largeur absolue en ne tenant pas compte du niveau où elle est mesurée.

B. *Longueurs.* — Elles sont prises le long d'une ligne donnée par l'axe médian du corps (selon fig. 4).

a) *Longueur de la tête* mesurée de l'extrémité du museau jusqu'à une ligne rejoignant les bords postérieurs des tympans.

b) *Distance standard* mesurée de l'extrémité du museau jusqu'au milieu de l'orbite oculaire (utilisée par Barbour dans son étude sur le genre *Sphaerodactylus*).

c) *Longueur œil-tympan* mesurée du milieu de l'orbite oculaire jusqu'au bord postérieur du tympan.

d) *Longueur aine-aisselle* mesurée entre le bord postérieur de l'insertion du membre antérieur et le bord antérieur de l'insertion du membre postérieur.

e) *Longueur du corps* mesurée de l'extrémité du museau jusqu'à l'anus.

f) *Longueur de la queue* mesurée de l'anus jusqu'à l'extrémité de la queue en indiquant l'état de celle-ci.

g) *Longueur totale* en indiquant l'état de la queue.

LISTE DES LOCALITÉS

z.e. = zone écologique
+ = localités où du matériel a été récolté par l'auteur

ARACATACA, dept. Magdalena
10 36 N. 74 12 W.
z.e. = forêt sèche tropicale

ANDA GOYA, dept. Choco
5 06 N. 76 41 W.
z.e. = forêt pluviale tropicale

ARROYO ARENAS, dept. Magdalena
11 17 N. 73 42 W.
z.e. = forêt sèche tropicale

BARAYA, dept. Huila
3 10 N. 75 04 W.
z.e. = forêt très sèche tropicale

BARRANQUILLA, dept. Atlantico
10 59 N. 74 48 W.
z.e. = forêt très sèche tropicale

BOCA DE LA RASPADURA, dept. Choco
5 16 N. 76 42 W.
z.e. = forêt pluviale tropicale

+BONDA, dept. Magdalena
11 14 N. 74 08 W.
z.e. = forêt très sèche tropicale

BUCARAMANGA, dept. Santander
7 08 N. 73 09 W.
z.e. = forêt humide sub-tropicale

BUENAVENTURA, dept. Valle
3 53 N. 77 04 W.
z.e. = forêt très humide tropicale

CAFETAL ARGELIA, dept. Cundinamarca
4 28 N. 74 26 W.
z.e. = forêt très humide sub-tropicale

+CARTAGENA, dept. Bolivar
10 25 N. 75 33 W.
z.e. = forêt très sèche tropicale

CASABE, dept. Antioquia
7 03 N. 73 53 W.
z.e. = forêt humide tropicale

CUCUTA, dept. Norte del Santander
7 54 N. 72 31 W.
z.e. = forêt très sèche tropicale

DON DIEGO, dept. Magdalena
11 15 N. 73 42 W.
z.e. = forêt humide tropicale

EL BOQUERON, dept. Cundinamarca
4 16 N. 74 33 W.
z.e. = forêt sèche tropicale

ESPINAL, dept. Tolima
4 09 N. 74 53 W.
z.e. = forêt sèche tropicale

+FINCA EL PILON, La Aguada cerca del Boqueron, San Onofre, dept. Bolivar
9 42 N. 75 42 W.
z.e. = forêt très sèche tropicale

FLORENCIA, intendencia del Caqueta
1 36 N. 75 36 W.
z.e. = forêt très humide tropicale

FONSECA, intendencia de la Guajira
10 54 N. 72 51 W.
z.e. = forêt très sèche tropicale

FUNDACION, dept. Magdalena
10 31 N. 74 11 W.
z.e. = forêt sèche tropicale

GARAGOA, dept. Boyaca
5 05 N. 73 21 W.
z.e. = forêt humide subtropicale

GIRARDOT, dept. Cundinamarca
4 18 N. 74 58 W.
z.e. = forêt sèche tropicale

GORGONA (Isla de), dept. Narino
2 59 N. 78 12 W.
z.e. = forêt très humide tropicale

+GUADUERO, dept. Cundinamarca
5 12 N. 74 35 W.
z.e. = forêt sèche tropicale

GUAICARAINO (?) selon BURT 1932

GUALANDAY, dept. Tolima
4 17 N. 75 02 W.
z.e. = forêt sèche tropicale

JIMENEZ, dept. Norte del Santander
7 30 N. 72 38 W.
z.e. = forêt sèche subtropicale

+JORDAN, dept. Magdalena
11 17 N. 73 59 W.
z.e. = forêt très sèche tropicale

LA MESA, dept. Cundinamarca
4 38 N. 75 19 W.
z.e. = forêt humide subtropicale

LAS PAVAS, dept. Magdalena (ou las Pavitas)
10 05 N. 73 54 W.
z.e. = forêt sèche tropicale

LETICIA, Comisaria de las Amazonas
4 09 S. 69 57 W.
z.e. = forêt humide tropicale

+MANIZALES, dept. Caldas
5 05 N. 75 32 W.
z.e. = forêt très humide subtropicale, montagnarde basse

MARIQUITA, dept. Tolima
5 12 N. 74 54 W.
z.e. = forêt humide tropicale

MEDELLIN, dept. Antioquia
6 15 N. 75 35 W.
z.e. = forêt humide subtropicale

MEDINA, dept. Cundinamarca
4 30 N. 73 21 W.
z.e. = forêt très humide tropicale

OCANA, dept. Norte del Santander
8 15 N. 73 20 W.
z.e. = forêt sèche subtropicale

PALOMINO, dept. Magdalena (ou Palomina)
11 02 N. 73 39 W.
z.e. = forêt humide tropicale

PENA LISA, dept. Choco
(selon BOULENGER 1914, voir Anda Goya)

PUERTO SALGAR, dept. Cundinamarca
5 28 N. 74 39 W.
z.e. = forêt sèche tropicale

QUIBDO, dept. Choco
5 42 N. 76 40 W.
z.e. = forêt pluviale tropicale

RIO FRIO, dept. Magdalena
10 55 N. 74 10 W.
z.e. = forêt très humide subtropicale

RIOHACHA, intendencia de la Guajira
11 33 N. 72 55 W.
z.e. = broussaille épineuse tropicale

RIO QUESADO, dept. Choco
6 57 N. 76 45 W.
z.e. = forêt très humide tropicale

SABANALARGA (I), dept. Antioquia
6 51 N. 75 49 W.
z.e. = forêt sèche tropicale

SABANALARGA (II), dept. Atlantico
10 38 N. 74 55 W.
z.e. = forêt sèche tropicale

SAN FELIPE, dept. Cordoba
8 44 N. 75 14 W.
z.e. = forêt sèche tropicale

SAN GIL, dept. Santander
6 33 N. 73 08 W.
z.e. = forêt sèche subtropicale

SAN LORENZO, dept. Magdalena
10 30 N. 74 13 W.
z.e. = forêt sèche tropicale

+SANTA FE DE ANTIOQUIA, dept. Antioquia
6 33 N. 75 50 W.
z.e. = forêt sèche tropicale

SANTA MARTA, dept. Magdalena
11 15 N. 73 59 W.
z.e. = forêt aride tropicale

TAMBO, Rio Santa Monica (?)
(selon BURT et BURT 1932 et VANZOLINI et WILLIAMS 1962)

+TIERRA ALTA, dept. Cordoba
8 11 N. 76 04 W.
z.e. = forêt humide tropicale

+TOLU, dept. Bolivar
9 31 N. 75 35 W.
z.e. = forêt très sèche tropicale

+TOLUVIEJO, dept. Bolivar
9 27 N. 75 26 W.
z.e. = forêt très sèche tropicale

TRUANDO, dept. Choco
7 26 N. 77 07 W.
z.e. = forêt humide — très humide tropicale

TUCURINCA, dept. Magdalena
10 39 N. 74 10 W.
z.e. = forêt sèche tropicale

VALENCIA, dept. Magdalena
10 18 N. 73 24 W.
z.e. = forêt sèche tropicale

VALLEDUPAR, dept. Magdalena
10 29 N. 73 15 W.
z.e. = forêt très sèche tropicale

VILLAVICENCIO, dept. Meta
4 09 N. 73 37 W.
z.e. = forêt très humide tropicale

BIOGÉOGRAPHIE

Dans une récente contribution à la zoogéographie de la Colombie, MEDEM (1961) analyse la richesse herpétologique de ce pays. La Colombie possède actuellement plus de 330 espèces et sous-espèces différentes de reptiles dont le tiers est endémique. La position clé de ce pays placé entre l'Amérique centrale et l'Amérique équatoriale, ainsi que les divers biotopes qui s'y recontrent, permettent la pénétration et l'expansion de nombreuses espèces dont le foyer est souvent fort éloigné.

Cette richesse étonnante est due à la situation géographique particulière de la Colombie qui est, selon les groupes d'animaux que l'on considère, une zone de transition soit entre les régions holarctique et néotropicale (SCHMIDT 1954), soit à l'intérieur de la région néotropicale entre les sous-régions centro-américaine d'une part, amazonienne et pacifique d'autre part (HERSHKOVITZ 1958). Des caractères topographiques accentuent encore cette richesse en multipliant les biotopes et en les pulvérisant le long des Cordillères andines.

De plus, la Colombie est le seul pays sud-américain dont le littoral baigne à la fois dans les océans Pacifique et Atlantique; en outre, elle s'étend de l'Amérique centrale à l'Amazone.

La Colombie se divise en deux moitiés opposées par leur aspect totalement différent. La partie orientale est une gigantesque plaine dont le nord est formé de vastes étendues herbeuses, les « Llanos », et dont le sud est envahi par la sylve amazonienne, tandis que la partie occidentale est constituée par les vastes massifs montagneux de la Cordillère des Andes et entrecoupée par de profondes vallées. Sept zones biogéographiques caractérisent la Colombie :

I. *La zone amazonienne*

La sylve équatoriale, à climat très pluvieux, occupe toute la partie colombienne de la cuvette de l'Amazone depuis les parties basses de la Cordillère des Andes au

sud du Rio Guaviare. Elle présente plusieurs faciès: forêt marécageuse périodiquement inondée près des lagunes et des rives basses, forêt riveraine très dense à encombrement de lianes et souvent impénétrable, haute forêt primaire avec arbres très élevés et sous-bois dégagés.

La faune et la flore présentent un enrichissement progressif en direction des cordillères; elles sont très homogènes, beaucoup d'espèces possédent une aire de distribution étendue avec de nombreuses formes géographiques. Ces formes sont fréquemment séparées les unes des autres par des cours d'eau.

II. *Les Llanos*

Les Llanos forment les savanes septentrionales du bassin orinoquien qui s'étendent du massif amazonien à la cordillère littorale du Vénézuéla et du massif des Guyanes à la Cordillère des Andes. On y trouve une certaine variété de formations écologiques: plaine herbeuse, brousse sèche, cuvette marécageuse permanente ou temporaire, forêt-galerie le long des cours d'eau. Les Llanos sont soumis à une alternance de périodes de sécheresse et de pluies torrentielles et constituent une zone de transition entre la région côtière du Vénézuéla du type antillais et la plaine forestière amazonienne.

III. *La zone de Catatumbo*

Cette zone de forêts humides, sise au pied de la cordillère orientale, est formée par le bassin du Rio Catatumbo qui se jette à l'est dans le lac Maracaïbo. Elle appartient déjà à la région côtière du Vénézuéla, caractérisée par un degré très élevé d'endémisme générique et spécifique.

IV. *La Sierra Nevada de Santa Marta*

Cette formation montagneuse, la plus élevée de Colombie, n'appartient pas proprement dit au système andin mais constitue un îlot. En effet, cette région est caractérisée par un très fort endémisme tant en ce qui concerne les batraciens que les reptiles, les oiseaux et les mammifères.

V. *La zone caraïbe*

Cette zone se subdivise en trois parties distinctes:

a) *Péninsule de la Guajira* — Cette zone est très aride et possède une faune riche en éléments antillais.

b) *Bas Magdalena* — Cette zone comprise entre la Sierra Nevada de Santa Marta et l'embouchure du Rio Sinu présente des aspects très variés: plaine marécageuse, mangrove côtière, forêt ombrophile côtière et collines semi-arides à l'intérieur du pays. Zoogéographiquement, elle constitue une des zones de transition des plus intéressantes; en effet, sa faune possède des éléments prove-

nant de trois régions distinctes: la région centro-américaine et pacifique, la région antillaise et la région andine et brésilienne.

c) *Uraba* — Entourant le Golfe de Uraba, cette zone est délimitée à l'ouest par la frontière panaméenne et à l'est par le Rio Sinu. Au sud elle s'étend à toute la vallée du Rio Atrato. Dans sa plus grande partie elle est couverte par une forêt pluviale sans saison sèche marquée. La faune de cette région est restée encore très peu connue.

VI. *Littoral du Pacifique*

Cette zone constitue la prolongation méridionale de la région panaméenne caractérisée par la présence d'éléments centro-américains. Elle s'étend le long de la région côtière du Pacifique, de Panama à l'Ecuador. La pluviosité y est une des plus fortes du Monde.

VII. *Zone andine*

Elle est caractérisée par une variation presque infinie de biotopes, de microclimats et de conditions écologiques déterminés d'une part par l'altitude et d'autre part par les précipitations.

Le système andin se compose de trois chaînes parallèles: les cordillères orientale, centrale et occidentale qui confluent en un vaste massif dans la partie méridionale de la Colombie. Ces trois cordillères sont séparées par les vallées profondes de deux grandes rivières, le Cauca et le Magdalena.

La vallée du Rio Magdalena sépare les cordillères orientale et centrale et forme une large plaine aux biotopes multiples et opposés; la partie supérieure possède une végétation xérophile, le climat y est extrêmement sec tandis que la partie inférieure (Vb. Bas-Magdalena) est très humide et marécageuse.

Le Rio Cauca coule le long du versant occidental des Andes centrales dans une vallée d'altitude moyenne où les conditions climatiques plus tempérées présentent une plus grande constance.

Écogéographie

Pour définir les zones écologiques, je me suis basé sur les travaux de Holdridge (1947, 1959) et sur la Carte écologique de la Colombie à l'échelle 1 : 1 000 000, publiée par l'Institut Géographique « Augustin Codazzi », Bogota, 1962. Cette carte a d'ailleurs pu être dressée grâce aux travaux de Holdridge.

Peuplement

Toutes les espèces de geckos sont cantonnées dans les régions basses et chaudes de la Colombie. Leur localisation est propre aux zones tropicales et subtropicales,

mais de façon moins stricte pour ces dernières. En effet, les geckos ne remontent jamais au dessus de 1800 à 2000 mètres et les diverses cordillères colombiennes forment des barrières infranchissables pour eux.

Cependant, certains genres et même certaines espèces présentent une répartition sur les deux versants des Andes. Cette double localisation s'explique par l'étude des origines et des dispersions de ces espèces ainsi que par quelques considérations géographiques.

La région antillaise est à l'origine de nombreuses espèces de geckos. Celles-ci ont pu migrer sur le continent sud-américain par deux voies totalement différentes: l'une passant par le domaine des Grandes Antilles (Porto Rico, Jamaïque, Cuba) en Amérique centrale pour aboutir sur le versant occidental des Andes, l'autre longeant l'importante chaîne volcanique des Petites Antilles et atteignant les côtes sud-américaines dans la région vénézuélienne pour se disperser dans les vastes étendues du bassin de l'Orénoque, à l'est des Andes.

Gonatodes albogularis se serait ainsi dispersé à partir de son centre d'origine situé dans les Grandes Antilles. *Gonatodes albogularis fuscus* aurait atteint le territoire colombien par l'Amérique centrale, tandis que la sous-espèce typique *Gonatodes a. albogularis* aurait pénétré sur le territoire sud-américain par le Vénézuéla. Ces deux sous-espèces se seraient rejointes dans la vallée du Rio Magdalena où elles sont sympatriques.

Il en serait de même des espèces du genre *Sphaerodactylus* qui auraient peuplé la Colombie à partir de la région antillaise: *Sphaerodactylus lineolatus* par l'Amérique centrale et *Sphaerodactylus molei* par le Vénézuéla.

Le relief andin présente des conditions différant assez largement selon qu'on se trouve en Colombie, en Ecuador ou au Pérou. La cordillère andine s'abaisse considérablement dans la partie septentrionale du Pérou près de la frontière de l'Ecuador. Cette coupure très nette établit des communications entre les deux versants des Andes et permet des échanges entre la région équatorienne pacifique — donc la région centro-américaine — et la région amazonienne. C'est ainsi que le genre *Lepidoblepharis* présente une espèce *Lepidoblepharis festae* à l'est des Andes, dans la région amazonienne, bien que ce soit un genre des régions centro-américaine et côtière du Pacifique.

Le genre *Pseudogonatodes*, très proche du genre *Lepidoblepharis*, n'est connu que par quelques localités. Il est réparti le long des cordillères andines, du Pérou au nord de la Colombie et sur le versant caraïbe de la cordillère littorale du Vénézuéla et de la Guyane.

Thecadactylus rapicauda est une espèce typiquement centro-américaine qui a peuplé le nord de l'Amérique du Sud et a envahi une partie du bassin amazonien.

Le cas des *Phyllodactylus* est plus particulier car ce genre occupe toutes les régions arides et semi-arides des zones tropicales et tempérées dans le monde entier.

En Amérique, les espèces de *Phyllodactylus* sont principalement insulaires, on en compte:

6 dans l'Archipel des Galapagos
7 dans les Petites Antilles ou côtières
1 sur le littoral de la Colombie et du Vénézuéla
14 sur la côte de l'Océan Pacifique péruvienne et chilienne.

Les espèces du genre *Hemidactylus* sont certainement, parmi les reptiles, celles qui présentent le plus de possibilités d'adaptation et de dispersion. En Colombie, leur présence est due à l'activité humaine.

CATALOGUE DES GENRES DE GECKONIDÉS AMÉRICAINS

(adapté de KLUGE *1964)*

Symboles utilisés dans cette liste:

E Genre endémique sur le continent américain.
I Genre introduit sur le continent américain.
X Genre ubiquiste (les espèces du continent américain sont distinctes de celles des autres régions).
Y Genre qui, sur le continent américain, possède à la fois des espèces endémiques et des espèces introduites.
* Genres signalés sur le territoire colombien.
º Genres susceptibles de se rencontrer en Colombie.

GEKKONIDAE

EUBLEPHARINAE

Eº *Coleonyx* Gray	Sud des Etats-Unis, Amérique Centrale.

SPHAERODACTYLINAE

E* *Sphaerodactylus* Wagler	Sud des Etats-Unis, Amérique Centrale, Nord de l'Amérique du Sud, Antilles.
E *Coleodactylus* Parker	Brésil.
E* *Gonatodes* Fitzinger	Sud des Etats-Unis, Amérique Centrale, Amérique du Sud (jusqu'en Bolivie), Antilles.
E* *Lepidoblepharis* Peracca	Amérique Centrale, nord de l'Amérique du Sud.
E* *Pseudogonatodes* Ruthven	Nord de l'Amérique du Sud.

GEKKONINAE

E*	*Aristelliger* Cope	Amérique Centrale, Antilles.
E*	*Thecadactylus* Goldfuss	Sud de l'Amérique du Nord, Amérique Centrale, nord de l'Amérique du Sud, Antilles.
E	*Bogertia* Loveridge	Brésil.
E	*Briba* Amaral	Brésil.
E	*Phyllopezus* Peters	Centre de l'Amérique du Sud.
E	*Gymnodactylus* Spix	Centre de l'Amérique du Sud (partie méridionale du bassin de l'Amazone).
E	*Homonota* Gray	Sud de l'Amérique du Sud.
X*	*Phyllodactylus* Gray	Amérique du Nord, Amérique Centrale, Amérique du Sud, Antilles.
X	*Tarentola* Gray	Iles Bahamas et Cuba.
Y*	*Hemidactylus* Oken	Amérique du Nord, Amérique Centrale, Amérique du Sud, Antilles.
I	*Gehyra* Gray	Mexique.
I°	*Lepidodactylus* Fitzinger	Panama et Ecuador (inédit).
I	*Lygodactylus* Gray	Brésil.

Clé de détermination des genres

(selon Kluge 1964)

1. Paupières supérieure et inférieure bien développées . . . . *Coleonyx*
— Paupières supérieure et inférieure rudimentaires 2
2. Doigts non dilatés, effilés sur toute leur longueur 3
— Doigts partiellement ou totalement dilatés 7
3. Doigts rectilignes . . . . *Homonota*
— Doigts recourbés, la partie distale du doigt forme un angle avec sa partie proximale 4
4. Griffe entre deux écailles: une petite supérieure et une grande latérale et inférieure 5
— Griffe se rétractant dans une gaine formée au minimum de cinq écailles 6
5. Ecailles dorsales homogènes . . . . *Gonatodes*
— Ecailles dorsales hétérogènes . . . . *Gymnodactylus*
6. La gaine de la griffe est composée de cinq écailles: les deux écailles supralatérales sont contiguës . . . . *Pseudogonatodes*
— La gaine de la griffe est composée de six écailles: les deux écailles supralatérales sont séparées par une écaille médiane dorsale *Lepidoblepharis*
7. L'expansion digitale est totale ou restreinte aux phalanges proximales . 8
— L'expansion digitale est restreinte aux phalanges distales 16

8. La griffe touche ou dépasse légèrement la partie dilatée des phalanges proximales 9
— La griffe dépasse très nettement la partie dilatée des phalanges proximales 10
9. Lamelles sous-digitales simples . . . . *Tarentola*
— Lamelles sous-digitales doubles . . . . *Thecadactylus*
10. Lamelles sous-digitales distales simples 11
— Lamelles sous-digitales distales doubles 13
11. Doigt I bien développé 12
— Doigt I extrêmement réduit ou absent . . . . *Bogertia*
12. La griffe du cinquième doigt se rétracte latéralement . . *Aristelliger*
— La griffe du cinquième doigt ne se rétracte pas latéralement *Phyllopezus*
13. Doigt I possédant une griffe normale . . . . *Hemidactylus*
— Doigt I sans griffe ou possédant une griffe extrêmement petite 14
14. Gros tubercules dorsaux . . . . *Briba*
Pas de gros tubercules dorsaux 15
15. Les phalanges libres distales émergent de la périphérie de l'expansion digitale . . . . *Lepidodactylus*
— Les phalanges libres distales émergent dorsalement du centre de l'expansion digitale . . . . *Gehyra*
16. Doigt I extrêmement réduit . . . . *Lygodactylus*
— Doigt normal 17
17. Les doigts se terminent par une paire de lamelles symétriques et dilatées . . . . *Phyllodactylus*
— Les dernières phalanges sont asymétriques 18
18. Epines supra-ciliaires présentes, les dernières phalanges sont très nettement asymétriques . . . . *Sphaerodactylus*
— Epines supra-ciliaires absentes, les dernières phalanges ne sont que faiblement asymétriques . . . . *Coleodactylus*

CATALOGUE DES GECKONIDÉS DE LA COLOMBIE

Jusqu'au travail de Underwood (1954), la systématique des geckos était confuse. Se basant sur l'étude comparative de la forme de la pupille, cet auteur classe les geckos en une super-famille comprenant trois familles:

Super-famille *Gekkonidae*

Familles *Eublepharidae*
Sphaerodactylidae
Gekkonidae.

Récemment, Kluge (1967) a entrepris une révision générale dans laquelle il analyse 18 caractères pour établir la classification suivante, qui est adoptée dans ce travail:

Famille *Gekkonidae*

Sous-familles *Eublepharinae*
Diplodactylinae
Gekkoninae
Sphaerodactylinae.

Dans sa monographie des Sauriens de la fin du siècle passé, Boulenger (1885) cite 7 espèces de Geckonidés en Colombie:

Gonatodes albogularis fucus (Hallowell)
Gonatodes caudiscutatus (Günther)
Gonatodes vittatus (Lichtenstein)
Hemidactylus mabouia (Moreau de Jonnès)
Phyllodactylus ventralis O'Shaughnessy
Sphaerodactylus casicolus Cope = *S. lineolatus* Lichtenstein
Thecadactylus rapicauda (Houttuyn).

En 1933, dans leur ouvrage sur les sauriens d'Amérique du Sud, Burt et Burt indiquent de façon sommaire 13 espèces colombiennes de geckos.

Il faut attendre 1944 pour que Dunn, dans son travail général sur la faune herpétologique de Colombie, établisse un premier inventaire des Geckonidés; il dénombre 8 genres de geckos et signale 19 espèces qu'il n'énumère cependant pas en détails:

Aristelliger	1 espèce
Gonatodes	6 espèces
Hemidactylus	2 espèces
Lepidoblepharis	4 espèces
Phyllodactylus	1 espèce
Pseudogonatodes	1 espèce
Sphaerodactylus	3 espèces
Thecadactylus	1 espèce

Dans sa récente liste des Gekkonidae, Wermuth (1965) admet la présence de 16 espèces et sous-espèces en Colombie, se répartissant en 8 genres. En me basant sur mes propres récoltes, sur du matériel inédit provenant de divers musées et sur des références bibliographiques, je propose une liste de 22 espèces et sous-espèces de geckos colombiens répartis en 8 genres:

Sphaerodactylinae

Gonatodes albogularis albogularis (Duméril et Bibron)
Gonatodes albogularis fuscus (Hallowell)
Gonatodes caudiscutatus caudiscutatus (Günther)
Gonatodes concinnatus (O'Shaughnessy)
Gonatodes vittatus vittatus (Lichtenstein)
Lepidoblepharis festae subsp. nov. — inédit
Lepidoblepharis intermedius Boulenger
Lepidoblepharis microlepis (Noble)
Lepidoblepharis peraccae Boulenger
Lepidoblepharis sanctaemartae sanctaemartae (Ruthven)
Pseudogonatodes furvus Ruthven
Pseudogonatodes sp. — inédit
* *Sphaerodactylus argus andresensis* Dunn et Saxe
Sphaerodactylus lineolatus Lichtenstein
Sphareodactylus molei Boettger
Sphaerodactylus scapularis Boulanger

Gekkoninae

* *Aristelliger georgeensis* (Bocourt)
Hemidactylus brooki haitianus Meerwarth
Hemidactylus leightoni Boulenger
Hemidactylus mabouia (Moreau de Jonnès)
Phyllodactylus ventralis O'Shaughnessy
Thecadactylus rapicauda (Houttuyn)

SPHAERODACTYLINAE

Actuellement, cette sous-famille comprend 91 espèces réparties en 5 genres:

Gonatodes Fitzinger	avec	14	espèces	
Pseudogonatodes Ruthven	»	4	»	(+ 1 nov.)
Lepidoblepharis Peracca	»	8	»	
Sphaerodactylus Wagler	»	61	»	
Coleodactylus Parker	»	4	»	

* Deux de ces espèces sont insulaires; elles vivent sur deux petites îles (San Andres et Providencia) qui politiquement appartiennent à la Colombie mais zoogéographiquement font partie de la région antillaise.
Pour cette raison, ces deux espèces ne sont pas traitées dans le présent travail.

Tous les représentants des Sphérodactylinés sont localisés dans la zone néotropicale, ils se rencontrent du Mexique au Pérou et au Brésil, du Pacifique à l'Atlantique et dans toutes les Antilles.

Les quatre premiers genres énumérés renferment des espèces qui appartiennent à la faune colombienne; seul le genre *Coleodactylus* ne se trouve pas en Colombie et fait partie uniquement de la faune brésilienne.

GONATODES Fitzinger

1843 *Gonatodes* Fitzinger, Syst. Rept. 1: 91.

Species typica: *Gymnodactylus albogularis* Duméril et Bibron.

Toutes les espèces de ce genre montrent un remarquable dimorphisme sexuel dans la coloration et souvent dans l'écaillure, si bien que leur taxonomie devient très difficile. Une détermination exacte des *Gonatodes* nécessite l'examen de mâles adultes, car les femelles des différentes espèces sont très semblables.

Les *Gonatodes* renferment les plus grandes espèces de Sphérodactylinés. Ils sont aisément observables et assez communs. Pour cette raison, différents auteurs ont communiqué des informations précises et détaillées sur l'écologie et l'éthologie de ces geckos: RIVERO BLANCO (1964) sur *Gonatodes bodinii*, HEATWOLE et SEXTON (1966) sur *Gonatodes albogularis* et TEST, SEXTON et HEATWOLE (1966) sur *Gonatodes taeniae*. En outre, les principales espèces de ce genre sont connues depuis fort longtemps, contrairement aux autres membres de cette famille. L'homogénéité apparente des *Gonatodes* n'a incité aucun auteur à entreprendre une révision de ce genre; c'est bien regrettable, car ainsi que l'ont montré VANZOLINI et WILLIAMS (1962), ces geckos posent des problèmes de dispersion des plus intéressants.

De plus, il reste certainement des formes inédites à décrire. En effet, deux nouvelles espèces ont été récemment signalées au Vénézuéla: *Gonatodes taeniae* Roze (1963) et *Gonatodes bodinii* Rivero Blanco (1964) qui possèdent l'une et l'autre une distribution très restreinte. Enfin l'exploration herpétologique des régions habitées par ce genre est loin d'être achevée. Actuellement, on compte 14 espèces dont 4 appartiennent à la faune colombienne.

Gonatodes albogularis (Duméril et Bibron)

1836 *Gymnodactylus albogularis* Duméril et Bibron, Erpétol. gén. 3: 415. *Terra typica:* Martinique et Cuba.

Sur la base de la coloration des mâles adultes, *Gonatodes albogularis* se divise en trois sous-espèces:

Gonatodes albogularis albogularis (Duméril et Bibron)

Gonatodes albogularis fuscus (Hallowell)
Gonatodes albogularis notatus (Reinhardt et Lütken).

Parmi les Sphérodactylinés, *Gonatodes albogularis* est une des espèces dont on possède le plus d'informations. Les travaux de VANZOLINI et WILLIAMS (1962)

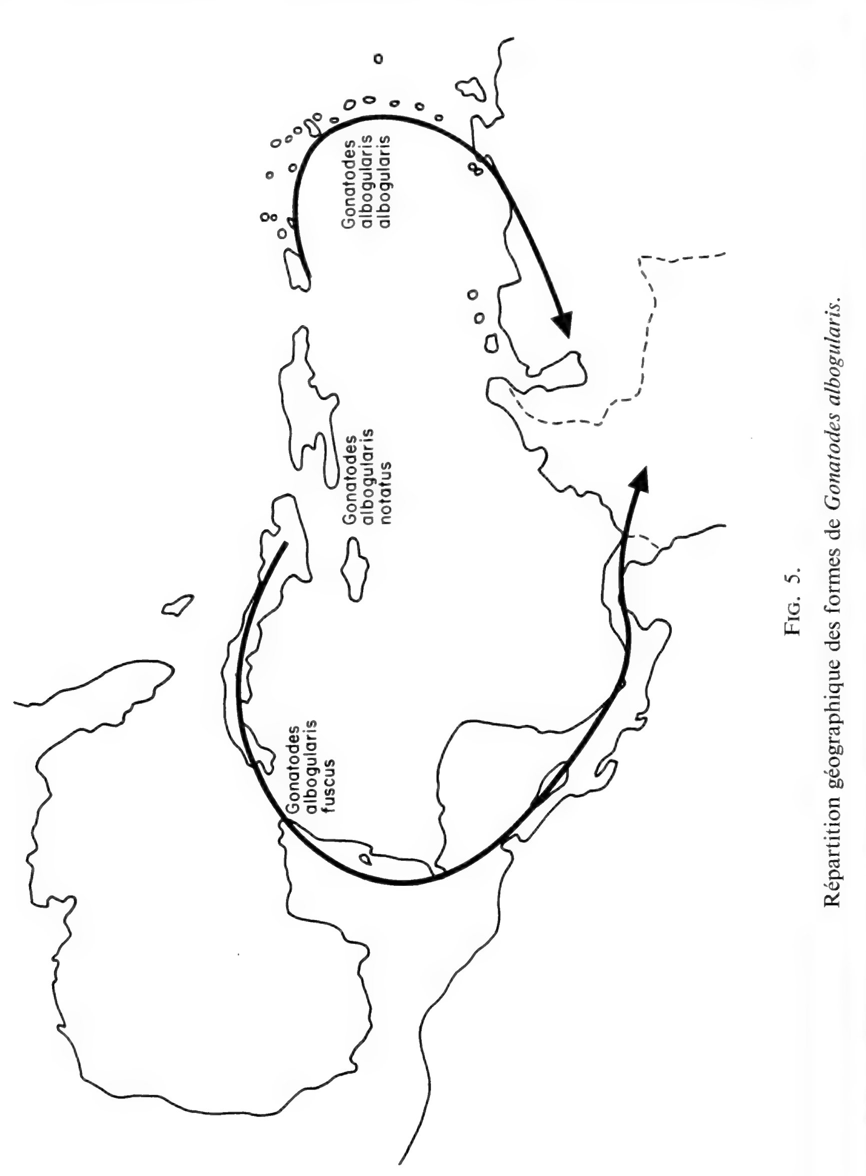


FIG. 5.
Répartition géographique des formes de *Gonatodes albogularis*.

laissent supposer que cette espèce trouve son origine dans la région antillaise et qu'elle a utilisé deux voies différentes pour se disperser sur le continent américain.

Gonatodes a. albogularis a emprunté la chaîne volcanique des Petites Antilles pour se répandre le long de la côte caraïbe et atteindre la vallée du rio Magdalena. *Gonatodes albogularis fuscus* est passé par Cuba pour coloniser l'Amérique centrale et le nord-ouest de l'Amérique du Sud. *Gonatodes albogularis notatus* dérive de *Gonatodes a. albogularis* et n'occupe actuellement que la Jamaïque et Hispaniola (voir fig. 5).

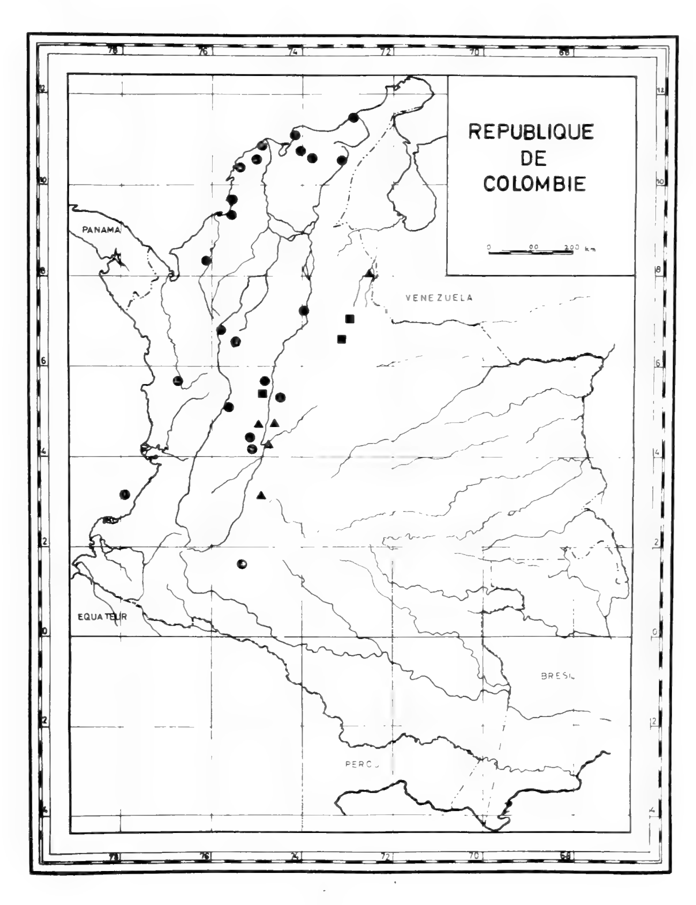


FIG. 6.

Répartition géographique de *Gonatodes albogularis* :
▲ *Gonatodes a. albogularis*
■ *Gonatodes a. albogularis* × *a. fuscus*
● *Gonatodes a. fuscus*

En Colombie, *Gonatodes a. albogularis* et *Gonatodes a. fuscus* sont partiellement sympatriques. Dans une récente étude sur la faune herpétologique de Panama, HEATWOLE et SEXTON (1966) ont montré que la présence de *Gonatodes albogularis*

fuscus est principalement liée à deux conditions biotiques, d'une part à la présence d'arbres de gros diamètre et, d'autre part, à celle d'arbres à écorce écailleuse.

En effet, cette espèce peut occuper divers biotopes dont les conditions de température, d'hygrométrie et d'ensoleillement sont très différentes et souvent extrêmes. Pour ma part, j'ai presque toujours observé cette espèce sur des arbres présentant une écorce rugueuse, soulevée par endroits ou possédant des racines enchevêtrées, sauf à Cartagena où ce gecko hante les maisons en compagnie de *Hemidactylus brooki haitianus.*

Gonatodes a albogularis semble moins lié à une structure particulière du biotope et occupe des habitats plus variés: rochers, broussailles, sol des forêts. A Guaduero, j'ai rencontré ce gecko en compagnie de *Thecadactylus rapicauda* dans des canalisations routières, mais l'agilité de ces animaux est telle que je n'ai pu en attraper.

Chez diverses espèces de *Gonatodes*, on observe des indices de comportement social. Un des caractères principaux de la sous-famille des Sphérodactylinés est que les femelles ne pondent qu'un seul œuf. Souvent, en soulevant des écorces, j'ai trouvé plusieurs œufs de *Gonatodes albogularis fuscus* concentrés au même endroit et légèrement enfouis dans des débris végétaux. Il est très probable que ces œufs ont été pondus par plusieurs femelles. A Tolu, j'ai trouvé un « nid » formé de sept œufs qui mesurent 8,2 × 7,0 mm.

Dunn a fait la même constatation chez *Sphaerodactylus* (1944) et a compté des pontes de vingt œufs. Rivero Blanco (1964) signale les mêmes mœurs chez *Gonatodes bodinii* et chez *Gonatodes vittatus.*

Gonatodes a. albogularis (Duméril et Bibron)

1836 *Gymnodactylus albogularis* Duméril et Bibron, Erp. gén. 3: 415. *Terra typica :* Martinique et Cuba.

Répartition. — Petites Antilles, Curaçao, Vénézuéla et Colombie.

Localités citées en Colombie:

Vanzolini et Williams (1962): Cucuta.

Valdivieso et Tamsitt (1963): Baraya, El Boqueron, Girardot, Mariquita.

Matériel examiné: 1 exemplaire

1 ♂ MHNG 1049.60 Colombie, leg. Valdivieso.

Gonatodes a. fuscus (Hallowell)

1855 *Stenodactylus fuscus* Hallowell, J. Acad. nat. Sci. Philadelphia (2) 3: 33. *Terra typica :* Rama, Nicaragua.

Répartition. — Cuba, Amérique centrale et nord-ouest de l'Amérique du Sud (du Costa Rica jusqu'en Colombie). Introduit dans le sud-est des Etats-Unis.

Localités citées en Colombie:

BARBOUR (1905): Gorgona.

RUTHVEN (1922): Aracataca, Fonseca, Fundacion, Las Pavas, Riohacha, Santa Marta, Valencia, Valledupar.

BURT et BURT (1931): Sabanalarga II.

BURT (1932): Garagoa.

VANZOLINI et WILLIAMS (1962): Barranquilla, Casabe, Espinal, Florencia, Gualanday, Medellin, Puerto Salgar, Quibdo, Rio Frio, Sabanalarga I, San Felipe, Tambo.

VALDIVIESO et TAMSITT (1963): Cartagena.

Matériel examiné: 35 exemplaires

Colombie: Bonda 2 ♂, 4 ♀, 2 juv.
MHNG 1067.53-57, 1067.89-91, 28-31 VII 1964.
Cartagena 1 ♂, 2 ♀, 1 juv.
MHNG 1067.41-43, 1067.51, 24 VII 1964.
Finca el Pilon 2 ♂, 5 ♀, 1 juv.
MHNG 1067.58-65, 26 VIII 1964.
Manizales 2 ♂, 2 ♀
MHNG 1078.01-04, 5 X 1965.
Tolu 3 ♂, 2 ♀, 2 juv., 1 embryon, 6 œufs
MHNG 1067.44-51, 21 VIII 1964.
Tierra Alta 1 ♀
MHNG 1078.47, 17 VIII 1965.

Panama: Cochlé 1 ♂
MHNG 1005.90, leg. H. Larsen 1961.

Cuba: 2 ♂, MHNN.

Gonatodes a. albogularis × a. fuscus

Localités citées en Colombie:

VANZOLINI et WILLIAMS (1962): Honda, San Gil.

VALDIVIESO et TAMSITT (1963): Bucaramanga.

FIG. 7.

Gonatodes albogularis fuscus.
Mâle adulte.

Gonatodes albogularis fuscus				
Sexe	Nombre de spécimens adultes	Longueur du corps en mm		
		moyenne	minimum	maximum
♂ et ♀	25	36,7	31	43
♂	9	37,5	31	43
♀	16	36,2	31	39

Gonatodes caudiscutatus (Günther)

1859 *Gymnodactylus caudiscutatus* Günther, Proc. zool. Soc. London 1859: 410. *Terra typica:* Andes en Ecuador occidental.

1892 *Gonatodes collaris* Garman, Bull. Essex Inst. Salem 24: 83. *Terra typica:* Wreck Bay, Ile Chatham, Galapagos.

Répartition. — Panama, Colombie, Ecuador (aussi Galapagos), Vénézuéla.

La distribution de ce gecko est très mal connue. Il semble que la sous-espèce typique, *G. c. caudiscutatus*, occupe principalement la région du Choco à l'ouest des cordillères andines. Quelques captures sont cependant signalées dans la partie orientale des Andes, où ont été observées d'autres espèces de *Gonatodes*, dans les mêmes localités. Il est probable que l'identification de BURT, qui attribue les spécimens de Villavicencio, Garagoa et Medina à *G. c. caudiscutatus*, est erronée et que ces *Gonatodes* appartiennent en réalité à une des deux autres espèces présentes sur le versant oriental des Andes: *Gonatodes albogularis* et *Gonatodes concinnatus*.

Une sous-espèce propre au Vénézuéla a été décrite par SHREVE (1947): *Gonatodes caudiscutatus falconensis*. Il est à noter qu'il existe un profond hiatus entre les répartitions de ces deux sous-espèces.

Localités citées en Colombie:

BARBOUR (1905): Gorgona.
BURT et BURT (1931): Villavicencio.
BURT (1932): Garagoa, Guaicaraino, Medina.

Matériel examiné: 11 exemplaires

Colombie: lacune.

Ecuador: Finca Victoria, Pichincha, 1 ♂
MHNG 1069.60. leg. F. Vuilleumier, 17 IV 1964.
Bucay 1 ♀
MHNG 1069.95, leg. Mus. Comp. Zool. Cambridge 1965.

Panama: San Miguel 9 ♀
NHMB 7612-7619.

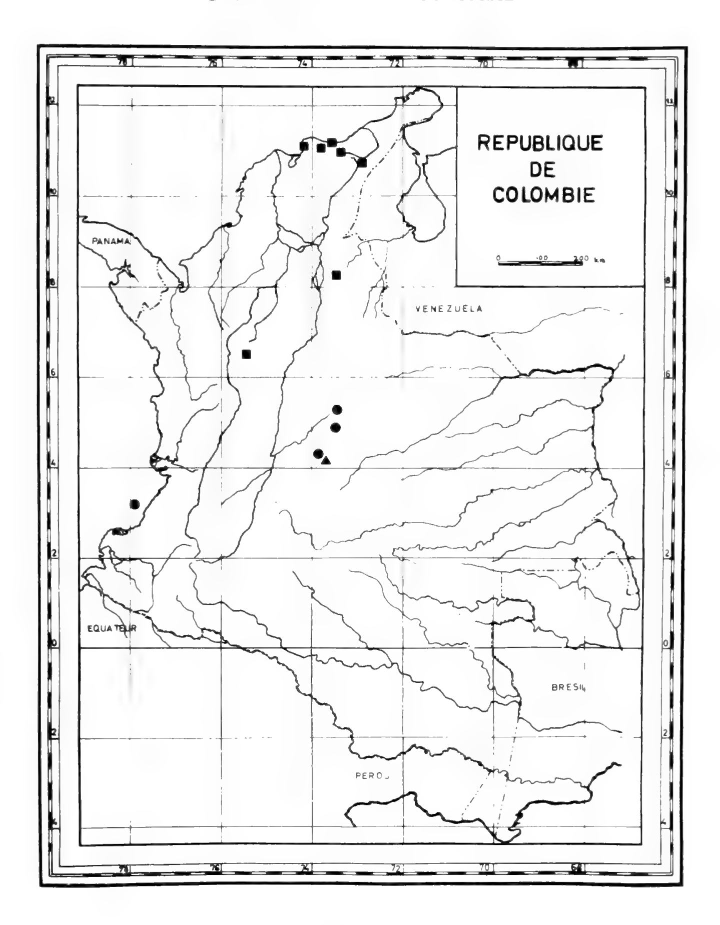


FIG. 8.

Répartition géographique de:

● *Gonatodes c. caudiscutatus*
▲ *Gonatodes concinnatus*
■ *Gonatodes v. vittatus*

Gonatodes concinnatus (O'Shaughnessy)

881 *Goniodactylus concinnatus* O'Shaughnessy, Proc. zool. Soc. London 1881: 237. *Terra typica:* Canelos, Ecuador.

Répartition. — Versant oriental des Andes en Ecuador et en Colombie.

Cette espèce a été récemment signalée en Colombie par VANZOLINI (1955). l est probable que de nombreux *Gonatodes* signalés dans la partie orientale des ındes et identifiés sous une autre espèce appartiennent à *Gonatodes concinnatus*.

Localité citée en Colombie:

VANZOLINI (1955): Villavicencio.

Matériel examiné: 1 exemplaire.

Colombie: lacune.

Ecuador: 1 ♂, topotype, NHMB 2672.

Gonatodes vittatus (Lichtenstein)

1856 *Gymnodactylus vittatus* Lichtenstein, Nomencl. Mus. zool. berolin.: 6.

Terra typica: La Guayra, Puerto Cabello et Caracas, Vénézuéla.

Répartition. — Nord de la Colombie et du Vénézuéla, Petites Antilles.

La sous-espèce *G. v. roquensis* Roze est propre aux îles Los Roques (Vénézuéla). La sous-espèce typique est fréquente dans la partie septentrionale de la Colombie. Nous ne possédons que des informations très fragmentaires sur sa distribution.

Gonatodes v. vittatus (Lichtenstein)

Localités citées de Colombie:

RUTHVEN (1922): Arroyo Arenas, Don Diego, Fonseca, Palomino.
BURT et BURT (1931): Santa Marta.
DUNN (1944): Ocana.

Matériel: lacune.

[**Gonatodes humeralis** (Guichenot)]

La répartition de cette espèce est vaste. *Gonatodes humeralis* occupe tout le bassin amazonien, du Pérou à l'Atlantique et du Matto Grosso à la Guyane.

On peut considérer *Gonatodes humeralis* comme une espèce susceptible de se trouver en Colombie bien qu'à ma connaissance elle n'y a jamais été signalée.

LEPIDOBLEPHARIS Peracca

1897 *Lepidoblepharis* Peracca, Boll. Mus. Torino 12 (300): 1. Species typica *Lepidoblepharis festae* Peracca.

Description du genre :

Doigts courts ou de moyenne longueur, cylindriques, recouverts à leur face inférieure par des lamelles lisses transverses, l'articulation distale formant un angle avec la partie basale. Griffe se rétractant dans une gaine composée de six écailles, une paire d'écailles oblongues infralatérales contiguës inférieurement, une paire d'écailles oblongues supralatérales séparées dorsalement par une écaille médio-

dorsale et une petite écaille terminale qui repose dans l'angle formé par les arêtes antérosupérieures des écailles supralatérales. (Voir fig. 17.)

Tête et nuque recouvertes par de petites écailles granuleuses.

Corps déprimé.

Queue ronde.

Ecailles ventrales et écailles caudales inférieures lisses et imbriquées; écailles dorsales granuleuses, tuberculeuses ou imbriquées.

Pupille ronde et expansion palpébrale bien développée.

Grand bouclier rostral creusé en forme de U à sa surface supérieure.

Clavicule dilatée modérément sans perforation.

Mâles sans pores fémoraux, mais possédant une série d'écussons préanaux et fréquemment fémoraux.

Ce genre, revisé en 1926 par PARKER, comprenait sept espèces dont l'aire de répartition est de façon prédominante transandin et centro-américain. Une seule espèce a été signalée jusqu'ici sur le versant oriental des Andes. Il s'agit de *Lepidoblepharis festae* décrit de San José de Cuchipamba dans la partie orientale de l'Ecuador; un spécimen présumé de cette espèce a été récolté dans la partie méridionale du bassin de l'Amazone au Rio Jurua (VANZOLINI, 1953).

Le premier *Lepidoblepharis* découvert est décrit par PERACCA en 1897 sous le nom de *Lepidoblepharis festae*; il provient de l'Ecuador.

En 1908, BOULENGER décrit le premier représentant colombien de ce genre: *Lepidoblepharis peraccae*. En 1926, PARKER réalise la seule et unique monographie de ce genre. Il établit les premières relations existant entre un groupe de lézards néotropicaux, classés jusqu'alors parmi les Eublépharinés et qui constituent actuellement la sous-famille des Sphérodactylinés.

Jusqu'en 1938, en plus des descriptions des deux espèces sus-mentionnées, plusieurs auteurs donnent celles de sept nouvelles espèces et sous-espèces, dont une est rapidement mise en synonymie. Depuis, seules quelques précisions et descriptions complémentaires concernant le genre et les espèces de *Lepidoblepharis* ont été apportées par VANZOLINI (1953) et TAYLOR (1956).

Les descriptions de presque toutes les espèces de *Lepidoblepharis* ne sont basées que sur un seul exemplaire, rarement sur plusieurs. Comme ces lézards ont rarement été récoltés en grandes séries au cours des dernières décennies, aucune étude comparative sérieuse de ce genre n'a été entreprise et il est probable que de nouvelles espèces restent à découvrir et à décrire et que d'anciennes devront être mises en synonymie.

Plusieurs raisons font que ce genre est peu étudié et qu'il n'est pas encore révisé. Tout d'abord, la récolte de ces petits lézards est particulièrement difficile, car ceux-ci sont malaisément observables tant par leur petite taille que par leur habitat. De plus, les régions dans lesquelles vivent les *Lepidoblepharis* sont d'accès difficile vu d'une part les conditions géographiques et climatiques et, d'autre part, les circonstances politiques. Une autre raison réside dans le fait que les échantillons

collectés sont répartis dans divers muséums et que leur existence demeure souvent ignorée, car jusqu'ici ils n'ont fait l'objet d'aucune publication. Enfin, les *Lepidoblepharis*, taxonomiquement parlant, paraissent très homogènes au premier abord à cause de leur toute petite taille et les descriptions réalisées dans le passé reposent sur la base de critères fragiles et secondaires.

Dans la récente liste des Geckonidés, établie par WERMUTH (1965), sept espèces de *Lepidoblepharis* sont citées; cinq d'entre elles appartiennent indéniablement à la faune colombienne, elles sont marquées d'un * (astérisque).

Lepidoblepharis buchwaldi Werner
**Lepidoblepharis festae* Peracca
**Lepidoblepharis intermedius* Boulenger
**Lepidoblepharis microlepis* (Noble)
**Lepidoblepharis peraccae* Boulenger
Lepidoblepharis ruthveni Parker
**Lepidoblepharis santaemartae* (Ruthven)
*subsp. *santaemartae sanctaemartae* (Ruthven)
subsp. *sanctaemartae fugax* Ruthven

D'autre part, il faut encore signaler *Lepidoblepharis oxycephalus* (Werner) dont le type est détruit et le statut douteux.

L. buchwaldi, *L. festae*, *L. ruthveni*, *L. oxycephalus* sont des espèces décrites de l'Ecuador.

PERACCA mentionne la capture de quelques exemplaires de *Lepidoblepharis festae* à Cafetal Argelia à 1.600 m, au milieu de la cordillère orientale des Andes en Colombie (dept. Cundinamarca). Comme PERACCA est le seul herpétologue à signaler la présence de *Lepidoblepharis festae* en Colombie, que cette capture précède la description de la plupart des espèces colombiennes et qu'aucune nouvelle capture n'est venue confirmer celle de PERACCA, il me paraissait manifestement peu vraisemblable que les spécimens provenant de cette localité appartenaient à cette espèce. J'ai donc examiné les exemplaires récoltés lors du voyage de O. Fuhrmann et E. Mayor en Colombie dans les années 1909 et 1910, et qui sont déposés au Musée d'Histoire naturelle de Neuchâtel. J'y ai retrouvé trois exemplaires conservés sous l'étiquette de *Lepidoblepharis festae* Peracca. A l'examen, il s'est révélé qu'un seul de ces geckos était effectivement un représentant du genre *Lepidoblepharis* et que les deux autres appartenaient chacun à un genre différent mais voisin: l'un étant un *Sphaerodactylus* et l'autre un *Pseudogonatodes*. L'unique exemplaire que j'avais en mains était en mauvais état, complètement desséché et décoloré; aussi l'observation des caractères permettant la détermination précise de l'espèce était des plus malaisées et l'identification très difficile à assurer. Cependant, par certains caractères, ce spécimen correspond bien à la description de *Lepidoblepharis festae* par PERACCA, mais en diffère par d'autres.

Pour cette raison, j'ai alors examiné au Musée de Zoologie et d'Anatomie comparée de l'Université de Turin le spécimen-type de *Lepidoblepharis festae*. Cet examen m'a permis de compléter la description de Peracca, de donner une nouvelle diagnose de cette espèce et de comparer le spécimen-type à un autre exemplaire colombien déposé dans le même musée, en parfait état, et qui avait été rapporté par Fuhrmann et Mayor. Ces deux exemplaires colombiens proviennent de la même localité et présentent les mêmes différences morphologiques par rapport au spécimen-type. Ils me permettent de définir une nouvelle sous-espèce: *Lepidoblepharis festae colombianus*. L'exemplaire de *Pseudogonatodes* est particulièrement intéressant; j'en donne plus loin une description complète. Par contre, le spécimen de *Sphaerodactylus* est en trop mauvais état pour en donner la description.

Afin de définir correctement cette nouvelle sous-espèce, il est indispensable de décrire à nouveau l'espèce-type du genre, soit *Lepidoblepharis festae*, mais tout en utilisant — en partie — de nouveaux caractères.

Clé des *Lepidoblepharis* *colombiens ou pouvant se trouver en Colombie*

(d'après Parker 1926 et Peters 1967, modifiée et complétée)

1. Ecailles dorsales grandes et imbriquées 2
— Ecailles dorsales granuleuses et non imbriquées 3
2. Mentonnière bordée généralement par 3, plus rarement par 2 ou 4 post-mentonnières . . . . *s. sanctaemartae*
— Mentonnière bordée généralement par 5, plus rarement par 4 post-mentonnières . . . . *sanctaemartae fugax*
3. Granules dorsaux homogènes carénés ou tuberculeux . . . *microlepis*
— Granules dorsaux homogènes et lisses 4
4. Ecailles post-mentonnières de même taille que les écailles gulaires; environ 16 séries transversales d'écailles ventrales à mi-corps . . *f. festae*
— Ecailles post-mentonnières plus grandes que les écailles gulaires . . . 5
5. Mentonnière non sillonnée; 20-22 séries transversales d'écailles ventrales à mi-corps . . . . *festae* (subsp. nov.)
— Mentonnière avec 2 sillons postérieurs 6
6. Museau plus long que le diamètre de l'orbite oculaire; 22-24 séries transversales d'écailles ventrales à mi-corps; pas de lignes longitudinales dorso-latérales claires mais des striations dorsales claires . . *intermedius*
— Museau aussi long que le diamètre de l'orbite oculaire; 18 séries transversales d'écailles ventrales; lignes longitudinales dorso-latérales claires plus ou moins bien indiquées . . . . *peraccae*

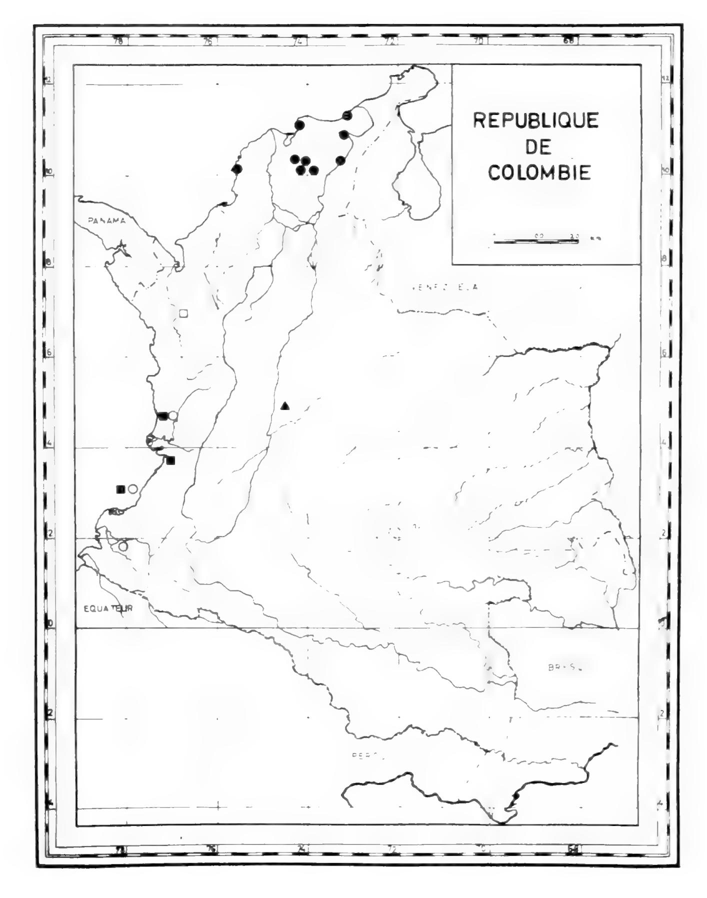


FIG. 9.

Répartition géographique des *Lepidoblepharis*:

▲ *Lepidoblepharis festae colombianus*
■ *Lepidoblepharis intermedius*
□ *Lepidoblepharis microlepis*
○ *Lepidoblepharis peraccae*
● *Lepidoblepharis s. sanctaemartae*

Lepidoblepharis festae Peracca

1897 *Lepidoblepharis festae* Peracca, Boll. Mus. zool. Anat. comp. Univ. Torino 12 (300): 2. *Terra typica:* San José de Cuchipamba, Ecuador (3 03 S. 78 47 W).

Type: Mâle adulte et cotype femelle adulte MZAT n° cat. 2163 Coll. Dr E. Festa.

Répartition. — Bassin amazonien en Ecuador et du Rio Jurua au Brésil.

Les dimensions du type et du cotype sont données dans un tableau comparatif avec celles de *Lepidoblepharis festae colombianus.*

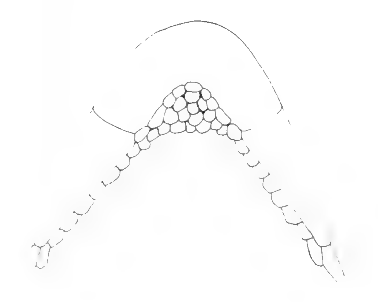


FIG. 10.
Lepidoblepharis f. festae, type.
Ecaillure mandibulaire antérieure.

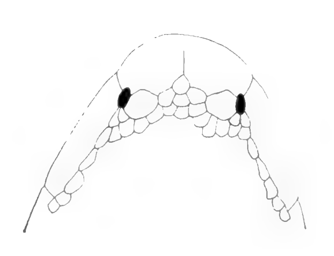


FIG. 11.
Lepidoblepharis f. festae, type.
Ecaillure rostrale.

Diagnose :

Longueur du corps égale à environ 4,5 fois la longueur de la tête.
Largeur de la tête égale aux trois quarts de sa longueur.
Longueur du museau égale aux quatre tiers de la longueur horizontale de l'orbite.
Ecailles dorsales tuberculeuses non carénées.
Ecailles ventrales arrondies, imbriquées et lisses.
14-22 séries transversales d'écailles ventrales.
Dépression rostrale prononcée.
Rostrale grande à sillon médian et bordée au-dessus par trois post-rostrales.
Mentonnière grande sans sillon et bordée de 5 à 9 post-mentonnières.
4-5 labiales supérieures, le bord postérieur de la troisième atteignant le centre de l'orbite.
4-5 labiales inférieures.
11-14 lamelles infradigitales sous le quatrième orteil.
60 à 160 écussons localisés dans la région abdominale.

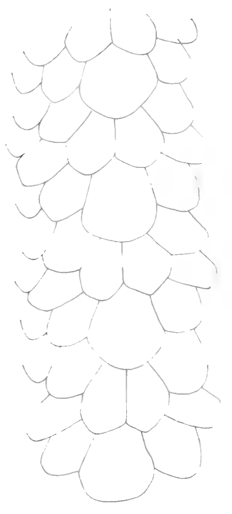


FIG. 12.
Lepidoblepharis f. festae, type.
Ecaillure sous-caudale.

En 1904, PERACCA signale une nouvelle capture de *Lepidoblepharis festae* au Rio Peripa, Ecuador; cet exemplaire a été étudié par PARKER qui, en 1926, en fait le cotype d'une nouvelle espèce: *Lepidoblepharis ruthveni* Parker.

VANZOLINI étudie en 1953 un exemplaire de *Lepidoblepharis* capturé en 190[illegible] par Ernesto Garbe au Rio Jurua dans l'Amazone brésilienne et considère provi soirement ce spécimen comme un représentant de *Lepidoblepharis festae* Peracca Dans le tableau (page 340), sont mentionnés également les caractères et men surations publiés par VANZOLINI.

FIG. 13.
Lepidoblepharis festae colombianus, type.
Tête de profil.

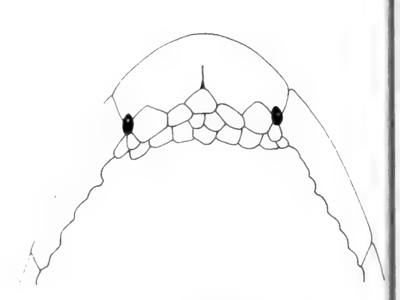


FIG. 14.
Lepidoblepharis festae colombianus, type
Ecaillure du rostre.

En 1914, dans son étude sur les reptiles et batraciens de Colombie rapportés par O. Fuhrmann et E. Mayor, PERACCA mentionne la capture de quelques *Lepidoblepharis festae* à Cafetal Argelia. J'ai retrouvé un de ceux-ci au Musée d'Histoire naturelle de Neuchâtel et un autre aux Musei di Zoologia ed Anatomia comparata della Universita di Torino. Après comparaison de ces deux exemplaires

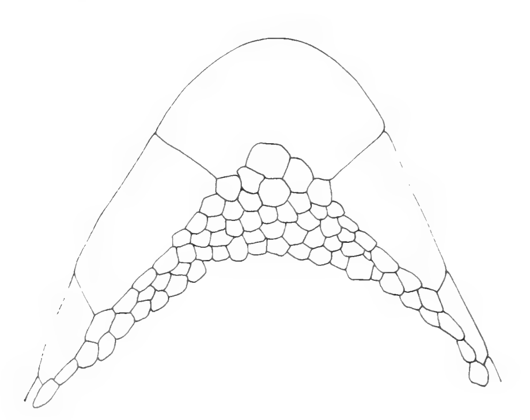


FIG. 15.
Lepidoblepharis festae colombianus, type.
Ecaillure mandibulaire antérieure.

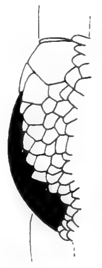


FIG. 16.
Lepidoblepharis festae colombianus, type.
Ecaillure supraciliaire.

avec le type et le cotype de *Lepidoblepharis festae* Peracca, j'ai conclu qu'ils constituent une nouvelle sous-espèce que je nomme:

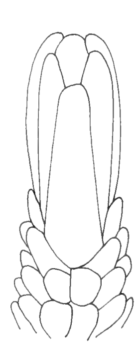


FIG. 17.
Lepidoblepharis festae colombianus, type.
Gaine de la griffe des extrémités des doigts.

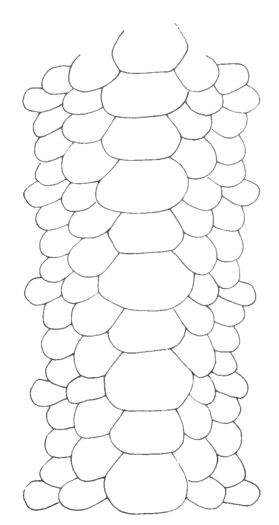


FIG. 18.
Lepidoblepharis festae colombianus, type.
Ecaillure sous-caudale.

Lepidoblepharis festae colombianus, nov. Subsp.

Type: Mâle adulte MZAT n° Cat. 3256, cotype: juv. MHNN. Coll. O. Fuhrmann et E. Mayor.

Localité typique: Cafetal Argelia, dept. Cundinamarca, Colombie, 4 28 N. 74 26 W., alt. 1.600 m.

Zone écologique: Forêt très humide subtropicale (douteuse).

Répartition: Connu seulement à la localité typique.

La nouvelle forme se distingue de la sous-espèce typique par les caractères comparatifs ci-après.

L. f. festae Peracca	*L. festae colombianus* s. sp. nov.
Mentionnière bordée de post-mentonnières (9) identiques de forme et de taille aux écailles gulaires.	Mentonnière bordée de 5 post-mentonnières plus grandes que les écailles gulaires.
4 labiales supérieures.	4-5 labiales supérieures.
4 labiales inférieures.	4-5 labiales inférieures.
14-16 séries transversales d'écailles ventrales.	20-22 séries transversales d'écailles ventrales.
14-15 lamelles infradigitales sous le quatrième orteil.	11-12 lamelles infradigitales sous le quatrième orteil.

60 écussons localisés dans la région abdominale.

Ecaillure sous-caudale périodique normale de type semi-divisé (unibordées impaires et bibordées paires ou divisées) et à périodicité de mode 2.

Coloration — Parties supérieures brun noirâtre; bande occipitale brun clair en forme de W; ligne dorso-latérale longitudinale brun clair qui part de l'œil et s'étend sur chaque flanc jusqu'au milieu du corps. Parties inférieures noirâtres.

160 écussons localisés dans la région abdominale.

Ecaillure sous-caudale périodique normale de type entier et à périodicité de mode 2.

Coloration — Parties supérieures brunes marbrées de taches claires surtout sur la tête; ligne blanc jaunâtre qui, partant de l'œil, s'étend sur le côté de la tête et rejoint sa symétrique dans la région occipitale; ligne blanche dorso-latérale longitudinale qui partant légèrement en arrière de la ligne céphalique longe chaque flanc sur toute la longueur du corps et de la queue tout en tendant à s'unir à sa compagne dans la région pelvienne. Parties inférieures brun pâle dans la région abdominale et sous la queue, blanchâtres dans la région gulaire et sous la poitrine.

Cette nouvelle sous-espèce se distingue principalement de la sous-espèce typique par des post-mentonnières distinctes des écailles gulaires, un plus grand nombre de lamelles infradigitales et une écaillure sous-caudale de type entier et à périodicité de mode 2.

Lepidoblepharis festae	*f. festae* Peracca type MZAT 2163	*f. festae* Peracca cotype MZAT 2163	subsp.? Vanzolini 1953	*f. colombianus* subsp. nov. type MZAT 3256	*f. colombianus* subsp. nov. cotype MHNN
Sexe	♂	♀	♂	♂	juv.
Longueur du corps	30,0 mm	34,0 mm	33,0 mm	34,5 mm	24,0 mm
Longueur de la queue	32,0 mm	20,0 mm	19,0 mm	42,5 mm	32,0 mm
Etat de la queue	régénérée	régénérée	régénérée	entière	entière
Longueur de la tête	6,8 mm	7,4 mm	—	7,6 mm	6,2 mm
Longueur du museau	2,2 mm	2,4 mm	—	2,5 mm	2,2 mm
Longueur de l'orbite	1,6 mm	1,8 mm	—	1,9 mm	1,4 mm
Longueur œil-tympan	3,8 mm	4,1 mm	—	4,2 mm	3,3 mm
Longueur aine-aisselle	12,5 mm	13,5 mm	—	15,0 mm	10,5 mm
Distance standard	3,0 mm	3,3 mm	—	3,4 mm	3,0 mm
Largeur de la tête	5,0 mm	5,1 mm	—	5,6 mm	4,2 mm
Labiales supérieures	4	4	5	5	4
Labiales inférieures	4	4	6	5	4
Séries transversales d'écailles ventrales	16	14	18	20	22
Ecussons	59	—	—	161	—
Lamelles sous le quatrième orteil	15-14	15-14	14	12	11-12
Post-mentonnières	9	9	5	5	5
Post-symphysiales	3	3	1	3	3

Lepidoblepharis intermedius Boulenger

1914 *Lepidoblepharis intermedius* Boulenger, Proc. zool. Soc. London 1914: 814.
Terra typica: Anda Goya, à la jonction du Rio Condoto et du Rio San Juan, Colombie.

Répartition. — Choco de Colombie et d'Ecuador.

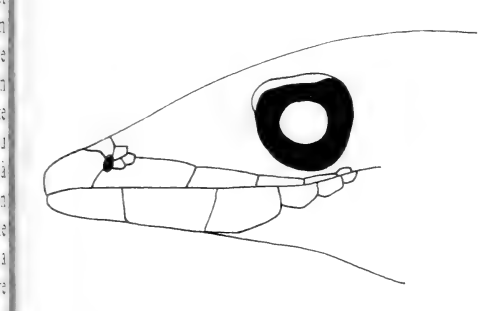


Fig. 19.
Lepidoblepharis intermedius.
Tête de profil.

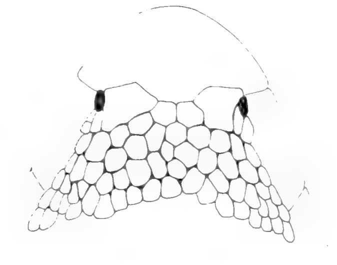


Fig. 20.
Lepidoblepharis intermedius.
Ecaillure du rostre.

Diagnose:

Longueur de la tête égale aux deux septièmes de la longueur du corps.
Largeur de la tête égale à la moitié de sa longueur.
Museau pointu plus grand que le diamètre de l'orbite oculaire.
Ecailles dorsales granuleuses, plus petites que les écailles céphaliques.
Ecailles ventrales grandes, lisses, imbriquées, trois fois plus grandes que les écailles dorsales.
22-24 rangées longitudinales d'écailles ventrales à mi-corps.
5 supralabiales.
4 infralabiales.
Dépression rostrale.
Rostrale grande à sillon médian.
Mentonnière caractérisée par deux sillons postérieurs et bordés de quatre postmentonnières.

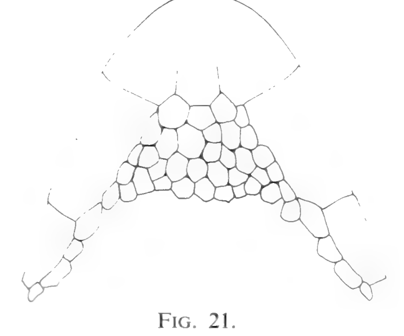


Fig. 21.
Lepidoblepharis intermedius.
Ecaillure mandibulaire antérieure.

Coloration :

Parties supérieures brun foncé marquées de striations sombres et claires.
Bande nucale blanchâtre.
Parties inférieures brun pâle.
Poitrine blanchâtre.

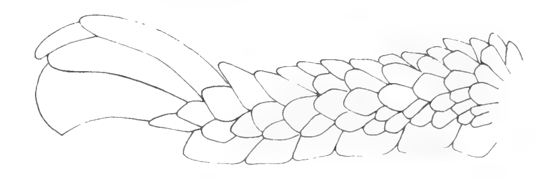


FIG. 22.
Lepidoblepharis intermedius.
Ecaillure supraciliaire.

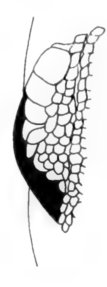


FIG. 23.
Lepidoblepharis intermedius.
Quatrième orteil.

Remarque. — D'après PARKER (1926) le cotype appartient à une autre espèce de *Lepidoblepharis*, en l'occurence *Lepidoblepharis peraccae* Boulenger.

Localités citées en Colombie:

BOULENGER (1914): Anda Goya (localité typique)
PARKER (1926): Gorgona.

De cette dernière localité proviennent un mâle adulte, un œuf légèrement ovoïde (6,5 × 6,9 mm) et deux jeunes individus qui ont éclos de deux œufs trouvés sous une palme de cocotier. La période d'incubation est d'environ 10 semaines.

Matériel examiné: 1 exemplaire

Colombie: Buenaventura 1 juv.
NHMB 6410

Le Musée d'Histoire Naturelle de Bâle possède un exemplaire immature que j'ai examiné et qui correspond bien à la description de BOULENGER.

PARKER (1926) indique dans sa clé dichotomique que cette espèce possède plus de 10 lamelles infradigitales sous le 4e orteil; mon exemplaire n'en a que 6-7. La coloration et les autres caractères correspondent parfaitement à la description de l'auteur.

Lepidoblepharis intermedius	NHMB 6410	Type
Longueur du corps	24,0 mm	29 mm
Longueur de la queue . . .	13,5 mm	34 mm
Etat de la queue	régénérée	—
Longueur de la tête	5,4 mm	8 mm
Longueur du museau	2,1 mm	—
Longueur de l'orbite	1,3 mm	—
Longueur œil-tympan	2,6 mm	—
Distance standard	2,7 mm	—
Largeur de la tête	3,5 mm	4 mm
Séries transversales d'écailles ventrales	22-24	22-24
Labiales supérieures	5/4	5
Labiales inférieures	5/5	4
Lamelles sous le quatrième orteil . .	7/6	+ de 10
Post-mentonnières	3 + 1	4
Post-rostrales	2	—

Lepidoblepharis microlepis (Noble)

1923 *Lathrogecko microlepis* Noble, Amer. Mus. Novit. 88: 2. *Terra typica:* Rio Quesado, région du Rio Atrato, Choco, Colombie.

1926 *Lathrogecko xanthostigma* Noble, Proc. biol. Soc. Washington 29: 87. *Terra typica:* Zent, près de Puerto Limon, Costa Rica.

Répartition. — Du Costa Rica jusqu'en Colombie (en Colombie, uniquement à la localité typique).

Diagnose:

Longueur de la tête égale au quart de la longueur du corps.
Largeur de la tête égale aux deux tiers de sa longueur.
Museau pointu plus grand que le diamètre de l'orbite oculaire, plus grand que la distance séparant le coin postérieur de l'œil du tympan.
Ecailles dorsales très petites, fortement carénées ou granuleuses, plus grandes que les écailles céphaliques.
Ecailles ventrales grandes, lisses, imbriquées, quatre fois plus grandes que les écailles dorsales.
16-20 rangées longitudinales d'écailles ventrales à mi-corps.
5 supralabiales.
6 infralabiales.
Mentonnière bordée par 3-4-5 écailles post-mentonnières et caractérisée par deux sillons postérieurs.

Environ 100 écussons localisés dans la région abdominale préanale et 3-4 écussons sur l'aire fémorale.

Dans son catalogue des Lézards du Costa Rica, TAYLOR dénombre chez les jeunes individus mâles 28 à 46 écussons et de 60 à 110 chez les mâles adultes et les vieux individus.

Coloration :

Parties supérieures brun uniforme.
Deux taches occipitales claires bien définies.
Quelques marques claires sur le côté de la tête.
Deux bandes claires longitudinales dorso-latérales.
Quelques marques foncées sur la queue.
Surfaces latérales de la queue brun foncé.
Surface ventrale blanchâtre ponctuée de brun.
Stries sur les régions symphisiale, gulaire et abdominale.

Lepidoblepharis microlepis	Type ♀	TAYLOR 1956 moyenne de 95 spécimens du Costa Rica
Longueur du corps	25 mm	31 mm
Longueur de la tête	6 mm	9 mm
Largeur de la tête	4 mm	—
Longueur de la queue	—	35,5 mm

Remarque. — La synonymie de *Lepidoblepharis microlepis* (Noble) et *Lepidoblepharis xanthostigma* (Noble) me paraît douteuse. Un nouvel examen des types et une étude comparative approfondie des sujets trouvés récemment semblent nécessaires pour établir le statut exact des *Lepidoblepharis* désignés sous ces deux noms. L'absence du matériel m'oblige à me référer à la littérature et pour l'instant j'adopte la nomenclature de RUTHVEN et de WERMUTH.

Matériel: lacune.

Lepidoblepharis peraccae Boulenger

1908 *Lepidoblepharis peraccae* Boulenger, Ann. Mag. nat. Hist. (8) 1: 111 *Terra typica :* Los Mangos, sud-ouest de la Colombie, alt. 300 m. (voir ci-dessous).

Répartition. — Colombie.

Diagnose :

Longueur de la tête égale au tiers de la longueur du corps.
Largeur de la tête égale aux quatre septièmes de sa longueur.
Museau arrondi aussi grand que le diamètre de l'orbite.
Ecailles dorsales très petites et uniformes, plus petites que les écailles céphaliques.
Ecailles ventrales grandes, lisses et imbriquées.
18 rangées d'écailles ventrales à mi-corps.
4 supralabiales.
3 infralabiales.
Mentonnière caractérisée par deux sillons postérieurs.
Rostrale grande à court sillon médian.
Dépression rostrale.

Coloration :

Région supérieure brun foncé.
Ligne blanche dorsolatérale longitudinale partant de l'œil et longeant chaque flanc pour s'unir à sa compagne dans la région pelvienne.
Région céphalique supérieure portant des marques foncées symétriques.

Dimensions du type :

Longueur du corps	23 mm
Longueur de la tête	7 mm
Largeur de la tête	4 mm
Longueur de la queue	17 mm

Localité typique. — Selon la liste du « Official Standard Names Gazetter » n° 86, consacré à la Colombie, il n'existe pas de localité dénommée Los Mangos dans le sud-ouest de la Colombie. Par contre, j'ai trouvé deux localités dont la terminologie est semblable et qui pourraient avoir été visitées par M. G. Palmer, le collecteur du type:

Mangui (ou Payan), 1.49 N 78.08 W, dept. Narino,
Mangon (ou Mongon), 1.41 N 78.06 W, dept. Narino.

Localités citées en Colombie:

BOULENGER (1908): Los Mangos (localité typique).
PARKER (1926): Pena Lisa (Anda Goya), Gorgona.

Un seul spécimen a été trouvé à Anda Goya, qui est aussi la localité typique de *L. intermedius*.

Matériel: lacune.

Lepidoblepharis sanctaemartae (Ruthven)

1916 *Lathrogecko sanctaemartae* Ruthven, Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan 21: 2. *Terra typica:* Fundacion, Colombie.

Répartition. — Panama et Colombie.

Deux sous-espèces sont connues.

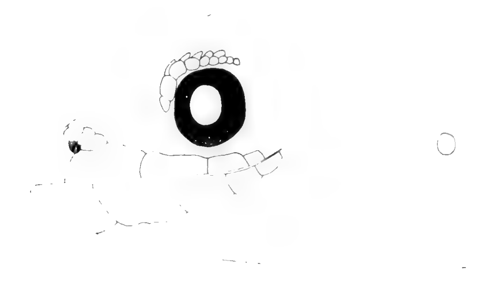


FIG. 24.
Lepidoblepharis s. sanctaemartae.
Tête de profil.

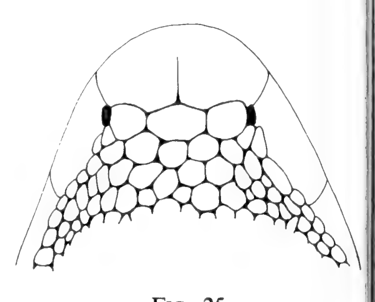


FIG. 25.
Lepidoblepharis s. sanctaemartae.
Ecaillure rostrale.

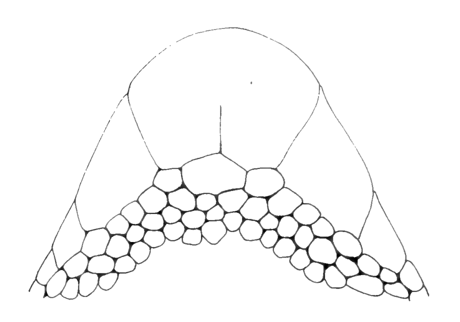


FIG. 26.
Lepidoblepharis s. sanctaemartae.
Ecaillure mandibulaire antérieure.

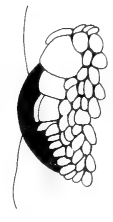


FIG. 27.
Lepidoblepharis s. sanctaemartae.
Ecaillure supraciliaire.

Lepidoblepharis s. sanctaemartae (Ruthven)

Répartition. — Colombie.

Diagnose :

Longueur de la tête égale au quart de la longueur du corps.
Largeur de la tête égale aux cinq septièmes de sa longueur.

Longueur du museau presque égale au double diamètre de l'orbite, égale ou un peu plus petite que la longueur œil-tympan.
Ecailles dorsales rondes, imbriquées et lisses.
Ecailles ventrales arrondies, imbriquées, lisses, un peu plus grandes que les écailles dorsales.
12-14 séries transversales d'écailles ventrales.
Pas de dépression rostrale.
Rostrale grande et caractérisée par un sillon médian.
Mentonnière grande et également caractérisée par un sillon médian.
3 (rarement 2 ou 4) post-mentonnières.
3-4 supralabiales, la première la plus grande, le bord postérieur de la deuxième atteint le milieu de l'orbite.
3 infralabiales, la première la plus grande.
Environ 100 écussons localisés dans la région abdominale préanale.
Pas d'écussons sur l'aire fémorale.
6-7 lamelles infradigitales sous le quatrième orteil.

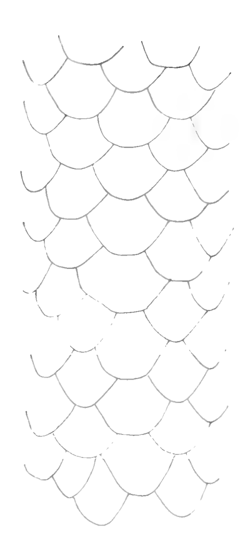


FIG. 28.

Lepidoblepharis s. sanctaemartae.
Ecaillure sous-caudale.

Coloration :

Région supérieure brun foncé.
Ligne blanc jaunâtre qui, partant de l'extrémité du museau s'étend le long du canthus rostralis jusqu'à l'œil et se prolonge de l'autre côté de l'œil au travers des régions temporales et occipitales.
Parties inférieures blanches ou jaunâtres ponctuées de brun.
(Chez la femelle, cette bande en forme de U sur la région céphalique est moins distincte.)

Dimensions du type :

Longueur du corps . . .	21,5 mm
Longueur de la tête . . .	5,25 mm
Largeur de la tête . . .	3,25 mm

Spécimen type déposé au Museum of Zoology, University of Michigan, cat. n° 47790.

Localités citées de Colombie:

En plus de la localité typique, RUTHVEN signale six autres endroits de capture, tous situés aux abords de la Sierra Nevada de Santa Marta, mais il n'indique pas le nombre de spécimens provenant de chaque localité.

L'humus, les feuilles mortes ou des écorces détachées abritent les *Lepidoblepharis sanctaemartae sanctaemartae* (Ruthven).

Arroyo Arena (Arroyo de Arenas) . .	11 17 N.	72 55 W.
Fonseca	10 54 N.	72 51 W.
Las Pavas ou Las Pavitas	10 05 N.	73 54 W.
San Lorenzo	10 30 N.	74 13 W.
Tucurinca	10 39 N.	74 10 W.
Valencia	10 18 N.	73 24 W.

Matériel examiné: 28 exemplaires: 6 ♂, 8 ♀, 14 juv.

Bonda, 28, 30, 31 VII 1964, MHNG 1073.67-70.

Finca El Pilon, 29, 30 VIII 1964, MHNG 1073.71-92 et R.510-511.

Les exemplaires de Bonda ont été trouvés dans des feuilles sèches qui jonchaient le sol sous un manguier et dans l'humus d'une plantation de bananiers. A la Finca El Pilon, j'ai récolté trente-six exemplaires en moins de deux heures. Vingt-quatre sont conservés tandis que les autres ont été perdus au cours d'une tentative de les transporter vivants en Europe. Seul un exemplaire a été capturé dans des feuilles sèches sous un manguier, les trente-cinq autres dans une forêt arbustive en bordure de la mer, sous une couche d'humus et de feuilles mortes; le terrain était sec et sablonneux, quelques rayons de soleil parvenaient au sol.

Dans le même biotope, j'ai récolté de petits Leptodactylidés (Anoures) *Eupemphyx p. pustulosus* (Cope) et quelques jeunes *Leptodactylus* sp.

Lepidoblepharis s. sanctaemartae mesures en mm	♂ + ♀ 14 spéc.	♂ 6 spécimens	♀ 8 spécimens	juv. 14 spécimens
Longueur du corps . . .	19,0	20,0 (19,5-21,0)	18,2 (10,0-21,5)	10,1-13,8
Longueur de la tête . . .	4,3	4,4 (4,2-4,8)	4,2 (3.5-4,8)	—
Distance standard . . .	2,0	2,1 (2,0-2,2)	2,0 (1,6-2,4)	—
Longueur aine-aisselle . .	8,9	9,4 (9,2-9,9)	8,5 (7,0-10,0)	—

[**Lepidoblepharis sanctaemartae fugax** Ruthven 1928]

Cette forme est décrite de Panama. Elle se distingue de la sous-espèce typique par cinq post-mentonnières au lieu de trois. La différence entre le nombre de post-mentonnières des exemplaires colombiens et panaméens est constante, selon RUTHVEN.

J'ai également constaté que les spécimens de la Sierra Nevada de Santa Marta n'ont que trois post-mentonnières. Par contre, les exemplaires capturés à la Finca El Pilon possèdent en moyenne quatre écailles post-mentonnières,

ce qui les rapproche des spécimens panaméens. En effet, cette nouvelle localité, située à mi-distance entre Panama et la Sierra Nevada de Santa Marta, montre qu'il existe une continuité entre les populations de ces deux régions puisque ces sujets présentent des caractères intermédiaires.

PSEUDOGONATODES Ruthven

1915 *Pseudogonatodes* Ruthven, Occ. Pap. Mus. zool. Univ. Michigan 19: 1. Species typica: *Pseudogonatodes furvus* Ruthven.

Description du genre :

Doigts courts, cylindriques, recouverts à leur face inférieure par des lamelles lisses transverses, l'articulation distale formant un angle avec la partie basale. Griffe se rétractant dans une gaine composée de cinq écailles: une paire d'écailles oblongues infralatérales contiguës inférieurement, une paire d'écailles oblongues supralatérales en contact par leur partie supérieure et une petite écaille terminale qui repose dans l'angle formé par les arêtes antérosupérieures des écailles supralatérales. (Voir fig. 35.)

Tête et nuque recouvertes par de petites écailles granuleuses.

Corps déprimé.

Queue arrondie.

Ecailles ventrales et écailles caudales inférieures lisses et imbriquées; écailles dorsales granuleuses, tuberculeuses ou imbriquées.

Pupille ronde et expansion palpébrale bien développée.

Grand bouclier rostral sans dépression en forme de U à sa surface supérieure.

Clavicule dilatée modérément sans perforation.

Mâles sans pores fémoraux (les écussons semblent être également absents).

Parmi tous les sauriens, les geckos du genre *Pseudogonatodes* sont certainement ceux qui sont les moins connus et les moins représentés dans les collections. En effet, ces lézards n'ont été que très rarement récoltés et nous pouvons compter sur nos dix doigts les exemplaires recensés de chacune des quatre espèces.

Pseudogonatodes furvus Ruthven 1915.

Cette espèce n'est connue que par le type et un autre spécimen mutilé trouvé dans l'estomac d'une couleuvre *(Drymobius boddaertii)* à la même époque.

Répartition. — Nord de la Colombie.

Pseudogonatodes barbouri (Noble) 1921.

On ne connaît de cette espèce que quatre spécimens y compris le type.

Un des paratypes est conservé au Musée d'Histoire naturelle de Bâle: MHNB n° Cat. 8798.

Répartition. — Nord du Pérou.

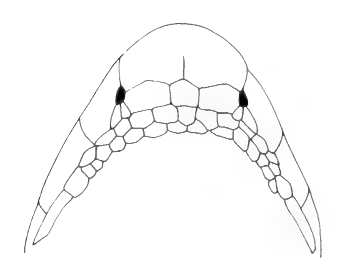


FIG. 29.

Pseudogonatodes barbouri, paratype MHNB 8798.

Ecaillure rostrale.

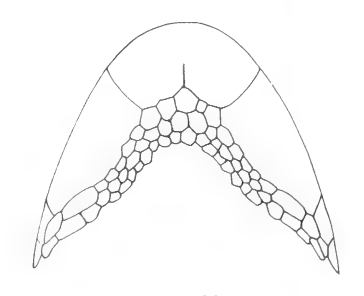


FIG. 30.

Pseudogonatodes barbouri, paratype MHNB 8798.

Ecaillure mandibulaire antérieure.

Pseudogonatodes lunulatus (Roux) 1927.

Les quatre spécimens de la série typique déposés au Musée d'Histoire naturelle de Bâle ont été examinés.

MHNB n° Cat. 9338 type juv., 12918 paratype et 13626, 13881.

TEST, SEXTON et HEATWOLE ont récemment publié des informations sur trois autres spécimens qui appartiennent au Musée de Zoologie de l'Université du Michigan: UMMZ 56516, 124312 et 124313.

Répartition. — Vénézuéla.

Pseudogonatodes guianensis Parker 1935.

Cette espèce n'est connue que par le type et le paratype qui sont déposés au British Museum.

Répartition. — Guyane anglaise.

Selon TEST, SEXTON et HEATWOLE, *Pseudogonatodes lunulatus* et *Pseudogonatodes guianensis* ne formeraient vraisemblablement que des races géographiques d'une même espèce.

Pseudogonatodes furvus Ruthven

1915 *Pseudogonatodes furvus* Ruthven, Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan 19: 1. *Terra typica :* San Lorenzo, Sierra Nevada de Santa Marta, Colombie.

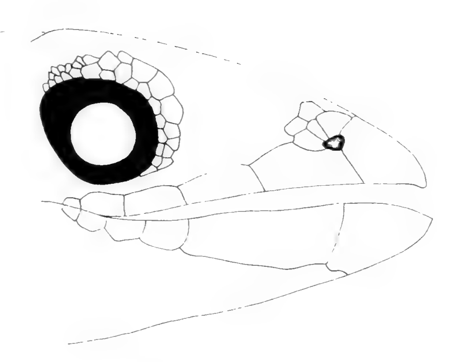


FIG. 31.
Pseudogonatodes lunulatus, paratype MHNB 12918.
Tête de profil.

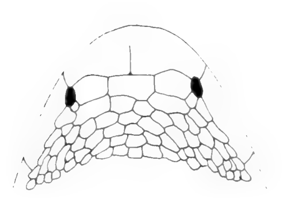


FIG. 32.
Pseudogonatodes lunulatus, paratype MHNB 12918.
Ecaillure rostrale.

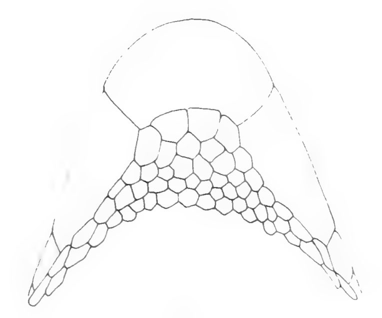


FIG. 33.
Pseudogonatodes lunulatus, paratype MHNB 12918.
Ecaillure mandibulaire antérieure.

FIG. 34.
Pseudogonatodes lunulatus, paratype MHNB 12918.
Ecaillure supraciliaire.

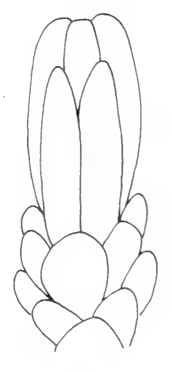


FIG. 35.
Pseudogonatodes lunulatus, paratype MHNB 12918.
Gaine de la griffe des extrémités des doigts.

Dunn signale la présence de *Pseudogonatodes furvus* à Villavicencio, sur le versant est de la cordillière orientale. Cependant, je doute de l'identification des spécimens de cette localité.

Parmi les trois exemplaires de *Lepidoblepharis festae* provenant du voyage de Fuhrmann et Mayor et déterminés par Peracca (1914), j'ai examiné un spécimen qui appartient incontestablement au genre *Pseudogonatodes*, caractérisé par la gaine de ses griffes formée de cinq écailles. Par de nombreux caractères, ce spécimen ne correspond ni à la description de *Pseudogonatodes furvus* donnée par Ruthven, ni à celles des trois autres espèces. Notre exemplaire a été comparé au type et à trois autres spécimens de *Pseudogonatodes lunulatus* ainsi qu'à des paratypes de *Pseudogonatodes barbouri.* Ces deux espèces réparties de part et d'autre de la Colombie, l'une au Vénézuéla et l'autre au Pérou, présentent une pholidose céphalique presque similaire mais qui diffère cependant de manière caractéristique de notre exemplaire.

Malheuresusement, je n'ai pu examiné aucun *Pseudogonatodes furvus.* Cependant la description de Ruthven, bien que brève et ne comportant pas certaines données essentielles, et les remarques comparatives de Test, Sexton et Heatwole (1966) me permettent d'affirmer que ce spécimen n'appartient ni à cette espèce ni à aucune autre de *Pseudogonatodes.* Il s'agit donc d'une espèce nouvelle que j'hésite à nommer car il n'existe qu'un seul spécimen d'origine imprécise. Je me borne donc à en donner la description.

Pseudogonatodes sp.

Localité : Cafetal Argelia. dept. Cundinamarca, alt. 1.600 m, 4 28 N. 74 26 W.

Zone écologique : Forêt très humide subtropicale.

Coll. O. Fuhrmann et E. Mayor, 1910, MHNN.

Diagnose :

Tête courte contenue environ cinq fois dans la longueur du corps.
Largeur de la tête égale aux trois quarts de sa longueur.
Longueur du museau aussi grande que la distance séparant l'œil du tympan.
Oreille très petite.
Rostrale grande avec un sillon médian bifurquant intérieurement et bordé au-dessus par 5 post-rostrales.
Narine percée entre la rostrale, la première labiale supérieure, 2 post-nasales et 1 post-symphysiale.
Mentonnière sans sillon suivie de 6 post-mentonnières identiques aux écailles gulaires.

6 labiales inférieures.
6 labiales supérieures.
Granules dorsaux de forme conique.
Ecailles abdominales grandes et imbriquées.
20-22 séries transversales d'écailles ventrales.
8-9 lamelles sous le quatrième orteil.

Mensurations :

Longueur du corps	31,0 mm
Tête	6,5 mm
Museau	2,3 mm
Orbite	1,8 mm
Oeil-tympan	3,3 mm
Distance standard	3,2 mm
Longueur aine-aisselle	11,0 mm
Largeur de la tête	5,0 mm

Pholidose comparée de *Pseudogonatodes furvus, lunulatus, barbouri* et *sp.*

	furvus	MHNB 12918 *lunulatus*	MHNB 8798 *barbouri*	MHNN *sp.*
Labiales supérieures	5	4-5	4-5	6
Labiales inférieures	4-5	4	4-5	6
Post-rostrales	—	3	3	4 – 1
Post-mentonnières	—	4 plus grandes que gulaires	5 plus grandes que gulaires	6 identiques aux gulaires
Forme de la rostrale	sillon médian	sans sillon	sillon médian	sillon médian bifurqué
Forme de la mentonnière	—	sillon médian	sillon médian	sans sillon
Lamelles infradigitales du quatrième orteil	—	6-7	8-9	8-9

Sphaerodactylus Wagler

1830 *Sphaerodactylus* Wagler, Nat. Syst. Amph.: 143. Species typica: *Lacerta sputator* Sparrman.

Ce genre comprend 61 espèces qui occupent principalement la région antillaise. Peu de formes sont continentales; seules 11 espèces environ sont réparties en Amérique Centrale et en Amérique du Sud, du Mexique à l'Ecuador et au Vénézuéla. Trois espèces sont signalées en Colombie continentale.

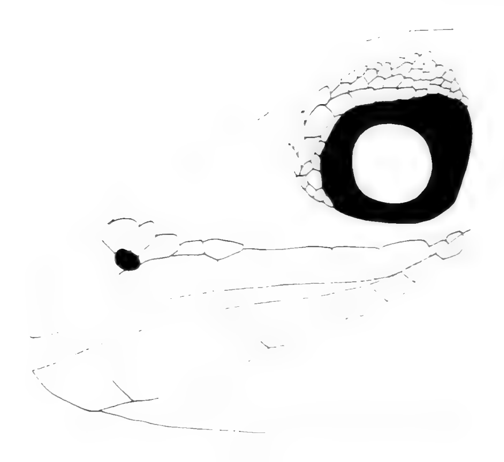


FIG. 36.
Pseudogonatodes sp.
Tête de profil.

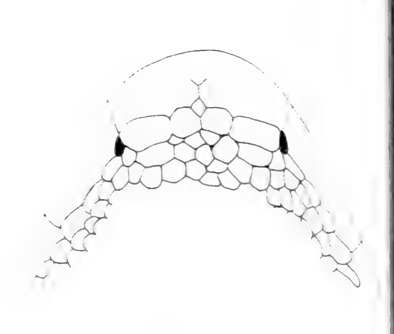


FIG. 37.
Pseudogonatodes sp.
Ecaillure rostrale.

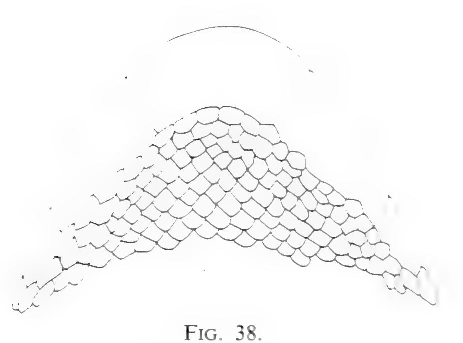


FIG. 38.
Pseudogonatodes sp.
Ecaillure mandibulaire antérieure.

FIG. 39.
Pseudogonatodes sp.
Ecaillure supraciliaire.

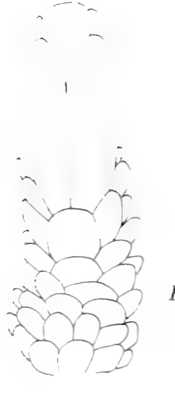


FIG. 40.
Pseudogonatodes sp.
Gaine de la griffe des extrémités des doigts.

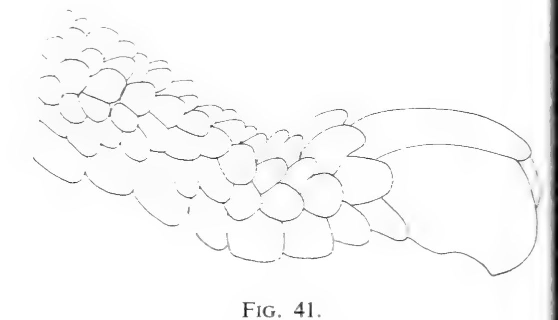


FIG. 41.
Pseudogonatodes sp.
Quatrième orteil.

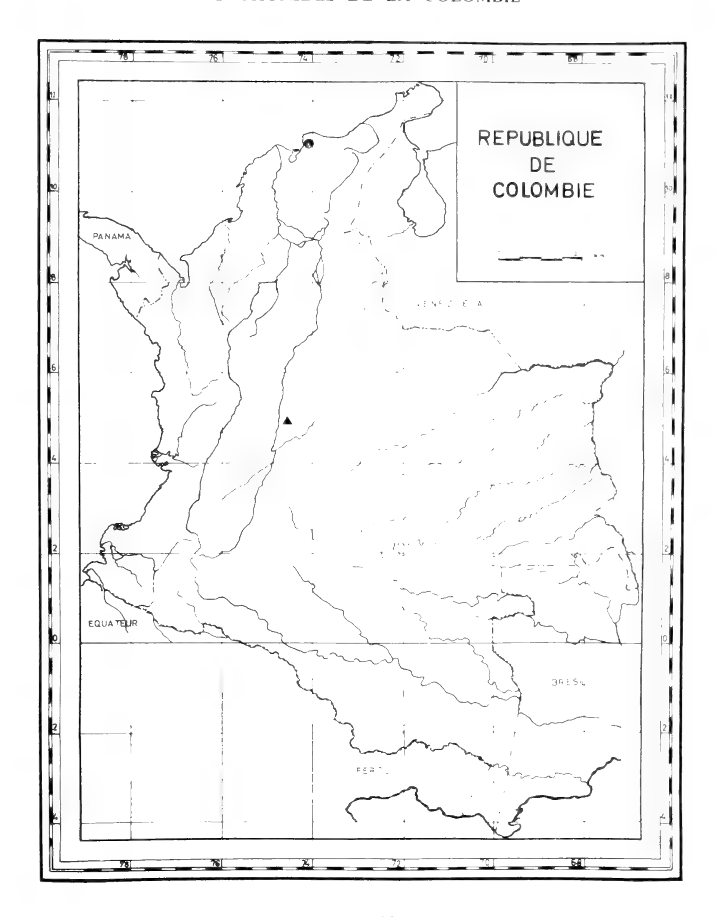


FIG. 42.

Répartition géographique de:

● *Pseudogonatodes furvus*
▲ *Pseudogonatodes* sp.

Sphaerodactylus lineolatus Lichtenstein

1856 *Sphaerodactylus lineolatus* Lichtenstein Nom. Rept. Amph. Mus. zool. Berolin.: 6. *Terra typica :* Veragua, Panama.

1862 *Sphaerodactylus casicolus* Cope Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia 1861: 499. *Terra typica :* Truando, Colombie.

Répartition. — Du Yucatan (Mexique) jusqu'en Colombie.

BARBOUR (1921) et TAYLOR (1956) donnent d'excellentes descriptions de cette espèce.

Localité citée en Colombie: COPE (1863), Truando.
Matériel examiné: 1 exemplaire.
Colombie: lacune.
El Salvador: Vera Paz, 1 ad. NHMB.

Sphaerodactylus molei Boettger

1894 *Sphaerodactylus molei* Boettger, J. Trinidad Field Natural. Club, Port-of-Spain 2: 80. *Terra typica :* Caparo, Trinidad.

1927 *Sphaerodactylus venezuelanus* Roux, Verh. naturf. Ges. Basel 38: 254. *Terra typica :* El Mene, Prov. Falcon, Vénézuéla.

Répartition. — Nord de la Colombie, Vénézuéla, Guyane anglaise, Trinidad et Tobago.

A ma connaissance, cette espèce n'est signalée en Colombie que par DUNN (1944) sans indication précise de localité.

Matériel examiné: 16 exemplaires.

Colombie: lacune.
Trinidad: 5 exemplaires, NHMB 8650, 9091-93, 12179.
Tobago: 2 exemplaires NHMB 12857-58.
Vénézuela: 9 exemplaires, NHMB 9339 (type de *S. venezuelanus*), 9340 (paratype), 9561-62, 9605, 9999, 13882-84.
El Mene, Prov. Falcon.

Ces 9 spécimens ont été à la base de la description de *Sphaerodactylus venezuelanus* donnée par ROUX.

Je ne peux que confirmer la synonymie suggérée par SHREVE (1947).

Sphaerodactylus scapularis Boulenger

1902 *Sphaerodactylus scapularis* Boulenger, Ann. Mag. Nat. Hist. (7) 9: 54. *Terra typica :* San Javier, Ecuador.

Répartition. — Choco d'Ecuador et de Colombie.

Cette espèce est située à l'extrémité méridionale de l'aire de distribution des *Sphaerodactylus*.

En se basant sur certains de ses caractères, on pourrait supposer qu'il s'agit d'une espèce intermédiaire entre *Coleodactylus* et *Sphaerodactylus*.

Localité citée en Colombie: PARKER 1926: Gorgona.
Matériel: lacune.

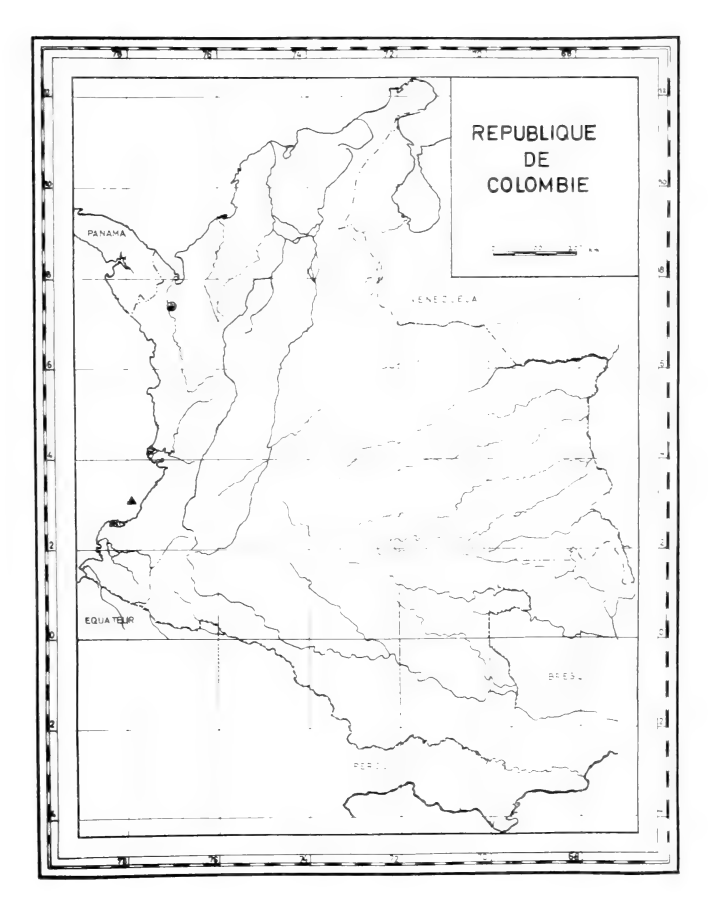


FIG. 43.

Répartition géographique de:
● *Sphaerodactylus lineolatus*
▲ *Sphaerodactylus scapularis*

GEKKONINAE

Cette sous-famille ubiquiste est composée de 567 espèces réparties en 72 enres. 70 espèces formant 13 genres occupent les régions tropicales et tempérées es continents américains.

En Colombie continentale, les Geckoninés sont représentés par 6 espèces et genres.

Hemidactylus Oken

1817 *Hemidact(ylus)* Oken, Isis (Oken), Jena 1817: 1183. Species typica « Gecko tuberculeux Daudin » (fide Loveridge 1947) = *Hemidactylus mabouia* (Moreau de Jonnès).

Les *Hemidactylus* sont pour tous les herpétologues un véritable casse-têt chinois. En effet, les caractères spécifiques présentent de grandes variations et s recouvrent souvent les uns les autres. Il devient alors très difficile de définir exactement les limites morphologiques de chaque espèce. Les *Hemidactylus* appartiennent principalement à la faune de l'Ancien Monde; les quelques espèces du Nouveau Monde n'y ont été introduites que récemment lors de l'établissement de relations maritimes entre, d'une part l'Afrique et l'Amérique, et d'autre part l'Asie et l'Amérique. Pour tenter de résoudre l'imbroglio des espèces de *Hemidactylus*, de nouvelles bases morphologiques, anatomiques et cytogénétique devront être définies et qui permettront alors de déceler des différences évidente entre ces espèces.

Loveridge a entrepris une révision du genre *Hemidactylus* dans son travai général sur les geckos africains (1947). Ses descriptions peuvent servir pour le hémidactyles colombiens.

En Colombie, trois espèces ont été signalées. Deux d'entre-elles ont été introduites par l'homme et sont originaires d'Afrique:

Hemidactylus brooki haitianus
Hemidactylus mabouia

La troisième est considérée comme une espèce endémique propre à la Colombie:

Hemidactylus leightoni.

Les **Hemidactylus** *du Nouveau Monde*

A. Espèces introduites:

Hemidactylus brooki haitianus Meerwarth
Origine: Africaine.
Répartition dans le Nouveau Monde: Amérique du Sud et Antilles

Hemidactylus frenatus Duméril et Bibron
Origine: Asiatique
Répartition dans le Nouveau Monde: Mexique et Guatemala

Hemidactylus mabouia (Moreau de Jonnès)
Origine: Africaine
Répartition dans le Nouveau Monde: Amérique du Sud et Antilles

Hemidactylus turcicus turcicus (Linné)
Origine: Méditerranéenne.
Répartition dans le Nouveau Monde: Floride, Mexique, Cuba

B. Espèces considérées comme endémiques:

Hemidactylus leightoni Boulenger
Répartition: Colombie

Hemidactylus peruvianus Wiegmann
Répartition: Pérou

Hemidactylus leightoni Boulenger

911 *Hemidactylus leightoni* Boulenger, Ann. Mag. Nat. Hist. (8) 7: 19. *Terra typica*: Honda, Tolima, Colombie.

936 *Hemidactylus neotropicalis* Shreve, Occ. Pap. Boston Soc. Nat. Hist. 8: 270.
Terra typica: Puerto Wilches, Santander, Colombie. (Cf. SHREVE 1938).

BOULENGER et SHREVE citent un certain nombre de caractères qui distinguent *I. leightoni* de *H. brooki* et de *H. mabouia.* Cependant, ces deux auteurs ne se ›asent que sur un seul spécimen pour décrire leur espèce. Etant donné que les *Iemidactylus* présentent des variations individuelles prononcées, il est nécessaire le récolter de grandes séries pour discerner des variations spécifiques, ce qui n'a ›as été réalisé pour cette espèce.

Je n'ai pas pu examiner le type de cette espèce, par contre, je possède trois pécimens de *Hemidactylus* qui proviennent de Girardot et qui pourraient, dans ne certaine mesure, correspondre à la description de *Hemidactylus leightoni*, mais s appartiennent plus vraisemblablement à *Hemidactylus brooki haitianus* Meer-/arth.

Les localités typiques de *H. leightoni* et de son synonyme *H. neotropicalis* ont situées sur le rio Magdalena tout comme l'est aussi Girardot. Le fleuve st navigable et il est probable que *Hemidactylus leightoni* soit en réalité une forme e *Hemidactylus brooki*, surtout lorsqu'on connaît les extrêmes possibilités de ispersion et d'adaptation de cette espèce.

Une comparaison entre les types et de grandes séries de *Hemidactylus* colom-iens s'avère indispensable si l'on veut confirmer la synonymie de *Hemidactylus ›ightoni* avec *Hemidactylus brooki.*

Hemidactylus mabouia (Moreau de Jonnès)

818 *Gecko mabouia* Moreau de Jonnès, Bull. Sci. Soc. philom. Paris 1818: 138.
Terra typica: Ile Saint-Vincent, Petites Antilles.

Pour la Colombie, il y a deux citations de cette espèce: l'une de PERACCA 1914) et l'autre de DUNN (1944). J'ai pu examiner le spécimen étudié par PERACCA.

En fait, il s'agit d'un *Hemidactylus brooki haitianus* Meerwarth qui est conservé au Musée d'Histoire naturelle de Neuchâtel. DUNN ne donne aucune indication précise sur les localités de provenance. Je suis donc amené à considérer la présence de *Hemidactylus mabouia* en Colombie comme étant hypothétique.

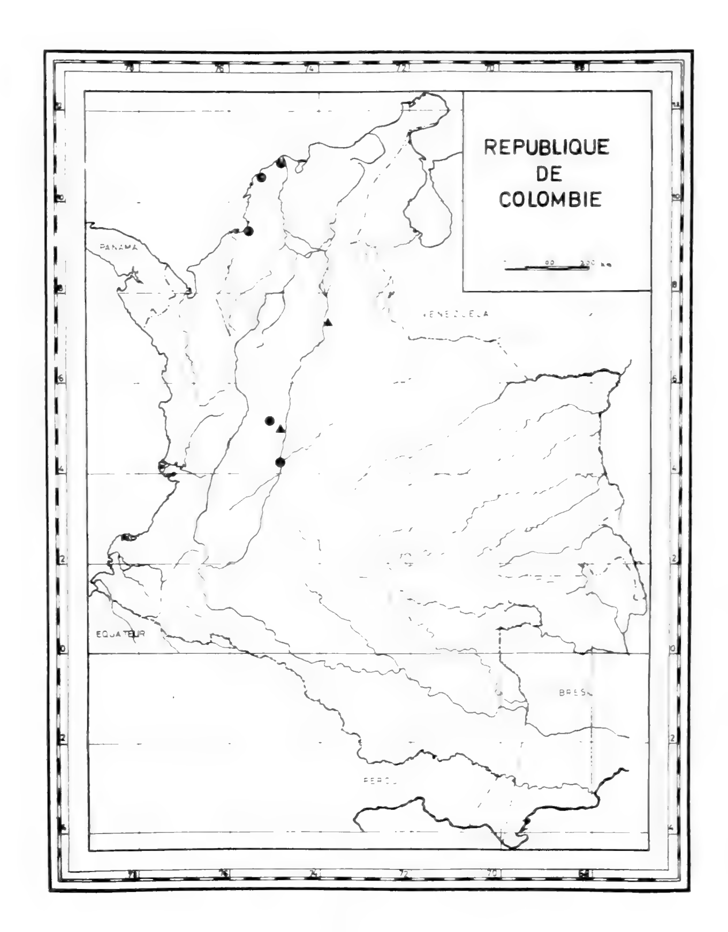


FIG. 44.

Répartition géographique de:
▲ *Hemidactylus leightoni*
● *Hemidactylus brooki haitianus*

Hemidactylus brooki Gray

1845 *Hemidactylus brookii* Gray, Cat. Spec. Liz. Coll. brit. Mus.: 153. *Terra typica:* Bornéo.

L'espèce est répandue pratiquement dans toute la zone intertropicale de l'Ancien et du Nouveau-Monde, mais elle semble bien d'origine africaine.

Hemidactylus brooki haitianus Meerwarth

1901 *Hemidactylus brookii haitianus* Meerwarth, Mitt. naturwiss. Mus. Hamburg 18: 17. *Terra typica:* Port-au-Prince, Haïti.

Cette sous-espèce est très répandue dans les villes côtières du nord de la Colombie, surtout à Cartagena où elle hante les habitations. En plus de Haïti, ce gecko a colonisé presque toute la région antillaise: il est signalé à Cuba, Porto Rico, Trinidad.

DUNN (1944) indique que cette forme se trouve en Colombie dans les ports maritimes et qu'elle s'est propagée à l'intérieur du pays en suivant des voies de communications fluviales et terrestres.

Localités citées de Colombie: DUNN (1944), ports maritimes (?) et Mariquita.

Matériel examiné: 33 exemplaires.

Colombie: Barranquilla 1 ♀.
MHNN, Coll. O. Fuhrman et E. Mayor 1910. Il s'agit de l'exemplaire de *Hemidactylus mabouia* cité par PERACCA 1914 et qui se révèle être un *Hemidactylus brooki haitianus.*

Girardot: 2 ♀ et 1 ♂
MHNG 1049.69-70 et 1051.18. Leg. D. Valdivieso.

Cartagena: 3 ♀, 6 ♀ et 3 juv.
MHNG 1067.74-85, 24 VII.-17 VIII 1964.

Cartagena: 3 ♂, 11 ♀ et 2 juv., 17 œufs (10,5×8,8 mm)
MHNG 1078.56-71. Leg. C.A. Velasquez, 9 IX. 1965.

Tolu: 1 ♂ et 1 juv.
MHNG 1067.86-87, 5 VIII. 1964.

Mensurations (moyenne, minimum, maximum, 27 spécimens adultes)

	♂ et ♀	♂	♀
Longueur du corps . . .	54,0 mm (40-64)	57,0 mm	52,0 mm
Longueur de la tête . . .	14,5 mm (11-17)	15,5 mm	14,0 mm
Largeur de la tête	11,0 mm (8-13)	12,0 mm	10,0 mm

Supralabiales	9-12
Infralabiales	8-10
Lamelles sous le quatrième orteil	8-9

DONNÉES COMPARATIVES

ENTRE

Hemidactylus brooki	et *Hemidactylus mabouia*
Longueur du museau *un peu plus grande* que la distance séparant le bord postérieur de l'œil du bord postérieur du tympan.	Longueur du museau *beaucoup plus grande* que la distance séparant le bord postérieur de l'œil du bord postérieur du tympan.
Lamelles infradigitales des quatrième et cinquième orteils *s'étendant* jusqu'à la base des orteils.	Lamelles infradigitales des quatrième et cinquième orteils *ne s'étendant pas* jusqu'à la base des orteils.
L'aire située entre le tympan et l'œil est constituée d'écailles *granuleuses et de gros tubercules.*	L'aire située entre le tympan et l'œil est constituée d'écailles *granuleuses homogènes.*
Chez les mâles les pores fémoraux *forment deux séries* interrompues par une ou deux écailles abdominales.	Chez les mâles, les pores fémoraux ne *forment qu'une série* ininterrompue.
Longueur maximum du corps 69 mm.	Longueur maximum du corps 86 mm.

Phyllodactylus Gray

1828 *Phyllodactylus* Gray, Spicileg. Zool. 3. Species typica: *Phyllodactylus pulcher* Gray.

Dans la sous-famille des Geckoninés, *Phyllodactylus* constitue l'unique genre cosmopolite déjà présent sur le continent américain avant l'établissement des échanges maritimes, à l'exception peut-être du genre *Tarentola.* Le genre *Hemidactylus* est devenu également cosmopolite en profitant des liaisons maritimes établies par l'homme.

Vingt-cinq espèces de *Phyllodactylus* sont réparties dans l'Ancien Monde et quelque quarante autres sont établies dans la région néotropicale où elles sont distribuées en quatre groupes géographiques:

Un premier groupe peuple l'Amérique du Nord et l'Amérique Centrale; il comprend 12 espèces.

Un deuxième groupe, qui semble tirer ses origines du premier (groupe *tuberculosus*), occupe la partie septentrionale de l'Amérique du Sud et la région des Petites Antilles. Ce groupe est formé de 8 espèces dont une, *Phyllodactylus ventralis*, atteint la Colombie.

Un troisième groupe s'étend le long de la côte du Pacifique, du Pérou au Chili; il réunit 14 espèces.

Enfin, un quatrième groupe se confine dans l'Archipel des Galapagos et compte 6 espèces.

Dans une récente étude, Dixon (1964) indique que les divers groupes néotropicaux de *Phyllodactylus* se sont isolés les uns des autres durant l'Eocène, sauf celui qui peuple le nord-est de l'Amérique du Sud et qui aurait récemment dérivé d'espèces vivant en Amérique Centrale. Une profonde coupure sépare ces deux groupes dont l'origine serait commune (taxon *tuberculosus*).

En effet, dès le Pléistocène, les régions basses situées entre le sud de Costa Rica et le nord de la Colombie ont dû être des jungles tropicales. Etant donné que *Phyllodactylus* est un lézard de régions arides et semi-arides, adapté à vivre sous les écorces des troncs et dans les crevasses des rochers, la région panaméenne et les îles antillaises à climat humide et à végétation luxuriante ont limité sa dispersion en constituant des barrières infranchissables. *Phyllodactylus* ne se rencontre ni à Panama, ni dans les Grandes Antilles.

Parmi les espèces qui peuplent la partie septentrionale de l'Amérique du Sud et les Petites Antilles, une seule est continentale; elle présente une aire de distribution qui occupe les régions arides de la Côte caribienne du Vénézuéla et de la Colombie. *Phyllodactylus ventralis* est la seule espèce du genre présente enColombie.

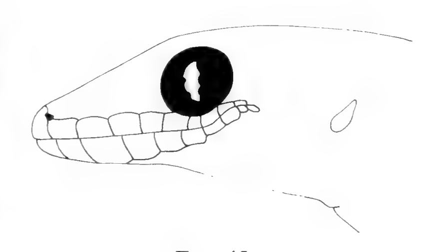


Fig. 45.

Phyllodactylus ventralis, MHNG 1067.73.

Tête de profil.

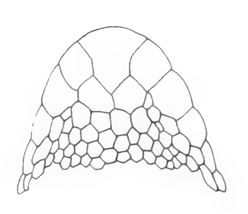


Fig. 46.

Phyllodactylus ventralis, MHNG 1067.73.

Ecaillure mandibulaire antérieure.

Phyllodactylus ventralis O'Shaughnessy

1875 *Phyllodactylus ventralis* O'Shaughnessy, Ann. Mag. nat. Hist. (4) 16: 263. *Terra typica :* « Jamaïque ».

Dans sa description, O'Shaughnessy mentionne que cette espèce provient de la Jamaïque. Aucun autre spécimen n'ayant par la suite été retrouvé dans cette île et comme le type de cette espèce avait été remis à O'Shaughnessy par un marchand, il semble alors probable que l'origine antillaise de cette espèce doive être mise en doute. Dixon (1962) en a donné une nouvelle description à laquelle je me réfère.

Répartition. — Nord du Vénézuéla et de la Colombie.

A ma connaissance, cette espèce n'est connue en Colombie que par 5 exemplaires récoltés en 1913 lors d'une expédition de l'Université de Michigan dans la région de Santa Marta. Ils ont été déterminés par RUTHVEN, et DIXON (1962) les a examinés.

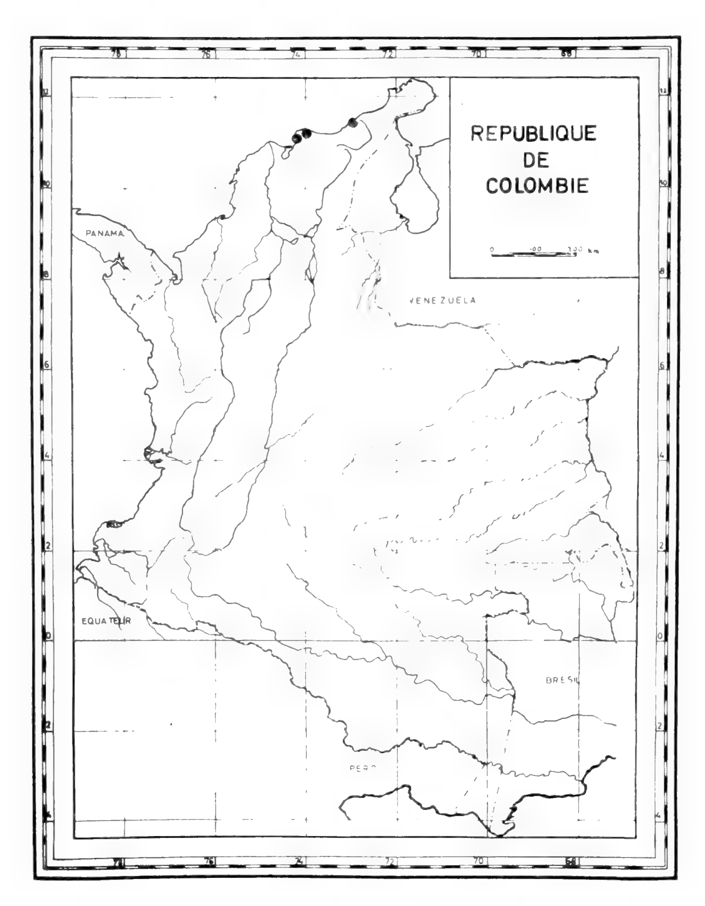


FIG. 47.

Répartition géographique de *Phyllodactylus ventralis*.

Localités citées en Colombie: RUTHVEN (1922) et DIXON (1962), Santa Marta, Riohacha (observé par RUTHVEN).

Matériel examiné: 4 exemplaires.

Colombie: Bonda, MHNG 1067. 72-74, 28 VII. 1964
Ces trois exemplaires ont été capturés dans des éboulis d'une ancienne habitation.

Vénézuéla: Maracaïbo, NHMB 2699.

Mensurations :	MHNG 1067.72	MHNG 1067.73	MHNG 1067.74	NHMB 2699
Longueur du corps	59,0 mm	57,0 mm	52,0 mm	62,0 mm
Longueur de la tête	16,0 mm	16,0 mm	15,0 mm	18,0 mm
Largeur de la tête	11,0 mm	11,0 mm	10,5 mm	11,5 mm

THECADACTYLUS Goldfuss

1820 *Thecadactylus* Goldfuss, Handb. Zool. 2: 157. Species typica: *Thecadactylus laevis* Daudin.

Ce genre, représenté par une seule espèce, occupe une grande aire de répartition s'étendant du Mexique au bassin amazonien et dans les Petites Antilles.

Thecadactylus rapicauda (Houttuyn)

1782 *Gekko rapicauda* Houttuyn, Verh. Zeeuw. Genootsch. Wet. Vlissingen, 9:323. *Terra typica :* Chichen Itza, Mexique.

Cette espèce est très uniforme et aucune sous-espèce n'a été décrite. C'est le plus grand des geckos américains; il est très commun dans les régions basses de Colombie, surtout dans la vallée du Rio Magdalena. *Thecadactylus rapicauda* vit dans des formations naturelles: rochers, seuils de grottes ou arbres. On le rencontre aussi dans des habitations ou dans des canalisations routières. Il cohabite souvent avec *Gonatodes albogularis*. GOODWIN et GREENHALL (1961) ainsi que TUTTLE (1967) ont trouvé des os appartenant à *Thecadactylus rapicauda* dans l'estomac de diverses chauves-souris de la famille des Phyllostomidés telles que *Trachops cirrhosus* à la Trinidad ou *Chrotopterus auritus* à Puerto Cabello, Vénézuéla.

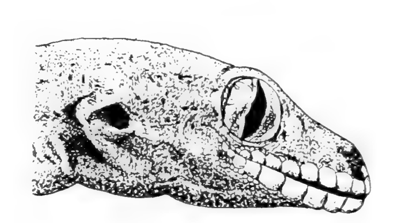


FIG. 48.

Thecadactylus rapicauda, MHNG 1067.30 ♀.

Localités citées en Colombie: RUTHVEN (1922): San Lorenzo, Las Pavas (ou Las Pavitas), Tucurinca, Arroyo Arenas, Valencia.
BURT et BURT (1931): Boca de la Raspadura, Jimenez, Medellin, Sabanalarga II.
DUNN (1944): La Mesa.
VALDIVIESO et TAMSITT (1963): Girardot, Leticia.

Matériel examiné: 13 exemplaires.

Colombie: Toluviejo 1 ♂, 2 ♀
MHNG 1067. 24-26, 20 VIII. 1964.
Finca El Pilon 2 ♂, 2 ♀
MHNG 1067. 27-30, 25 VIII. 1964.
Jordan 1 ♂, 1 ♀
MHNG 1077. 85-86, 9 VIII. 1965.
Guaduero 1 ♂, 1 ♀
MHNG 1077.87 et 1116.76, 4 X. 1965.
Région de Manizales 1 ♂
MHNG 1077.100, X. 1965.

Ecuador: Finca Victoria (à 37 km au sud de San Domingo, Prov. Pichincha) 1 ♀,
MHNG 1069.61, 17 VII. 1964.
Leg. F. Vuilleumier.

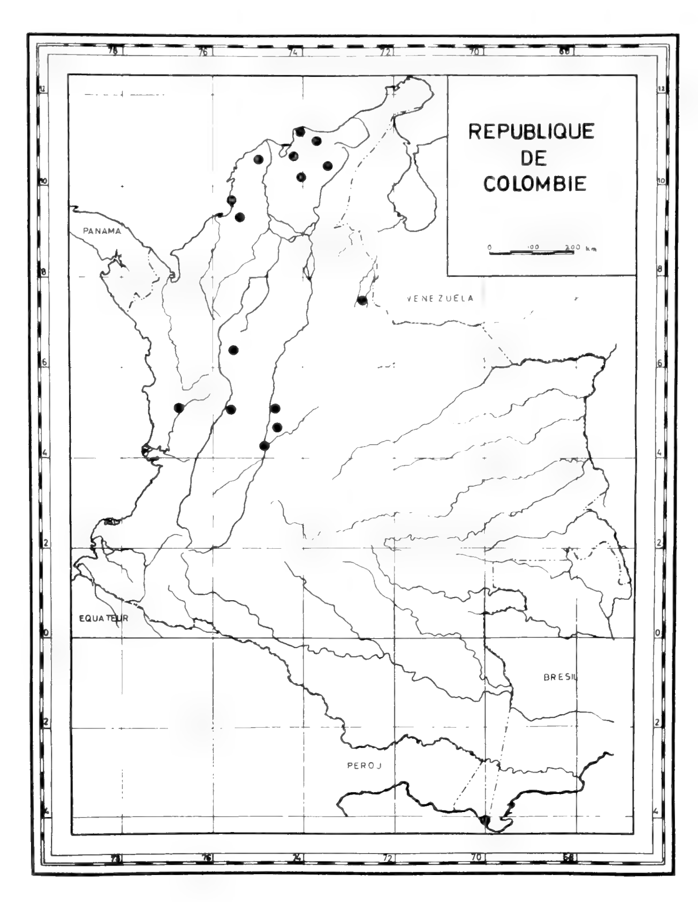


FIG. 49.
Répartition géographique de *Thecadactylus rapicauda*.

Mensurations (moyenne, minimum, maximum, 13 spécimens adultes):

Longueur du corps . . 87,0 mm (72,0-97,0)
Longueur de la tête . . 23,5 mm (20,0-27,0)
Largeur de la tête. . . 17,0 mm (14,5-20,0)

LEPIDODACTYLUS Fitzinger

1843 *Lepidodactylus* Fitzinger, Syst. Rept., 1: 19,98. Species typica: *Platydactylus lugubris* Duméril et Bibron.

Ce genre comprend 16 espèces réparties en Asie orientale et en Océanie.

Lepidodactylus lugubris (Duméril et Bibron)

1836 *Platydactylus lugubris* Duméril et Bibron, Erpétol. gen., 3: 304. *Terra typica:* Otaiti (=Tahiti).

Répartition. — Ceylan, Birmanie, Archipel Malais, Archipel Indo-Australien, Iles de l'Océan Indien, Océanie. Introduit à la Nouvelle-Zélande et à Panama.

Matériel examiné: 3♀(MHNG 1116.99, 116.100, 117.01), 1♂ et 1♀actuellement vivants) Esmeraldas, Prov. Esmeraldas, Ecuador. Leg. P. Schauenberg.

En 1961, SMITH et GRANT ont signalé la présence de *Lepidodactylus lugubris* à Panama. En novembre 1966 P. Schauenberg a ramené de son voyage en Ecuador cinq geckos qui appartiennent indéniablement à cette espèce. Ils ont été capturés sur les parois d'une habitation, à Esmeraldas, au bord de l'Océan Pacifique, à 40 km au sud de la frontière colombienne. C'est la seconde fois que cette espèce est signalée sur le continent sud-américain. En effet, en 1858, GIRARD avait décrit, sous le nom de *Peropus neglectus*, un gecko qui provenait de Rio-de-Janeiro, au Brésil. Cette espèce a ensuite été mise en synonymie avec *Lepidodactylus lugubris* par SMITH. Depuis, elle n'avait jamais été retrouvée en Amérique du Sud. Les *Lepidodactylus*, tout comme les *Hemidactylus*, ont été récemment introduits sur le continent américain. Il est probable que cette espèce qui existe donc à Panama et en Ecuador sera d'ici peu signalée en Colombie. Les exemplaires examinées (4♀ et 1♂) correspondent en tous points aux descriptions données par les auteurs.

RÉSUMÉ

Dans ce travail, les représentants colombiens de la famille des Gekkonidae sont recensés. 22 espèces réparties en 8 genres sont dénombrées. La répartition géographique de chaque espèce est précisée.

Des observations écologiques, zoogéographiques et biologiques sont rapportées. Le peuplement de la Colombie par les Geckonidés est analysé. Des remarques systématiques basées sur des méthodes d'analyse morphologique portent spécialement sur deux genres de Sphérodactylinés: *Lepidoblepharis* Peracca et *Pseudogonatodes* Ruthven.

Deux nouvelles formes sont décrites: *Lepidoblepharis festae colombianus* subsp. nov. et *Pseudogonatodes sp.* Cette dernière espèce reste innominée car le seul spécimen connu est d'origine douteuse. La majeure partie du matériel a été recueillie par l'auteur durant la période 1963-1965. La collection Fuhrmann et Mayor, étudiée par PERACCA en 1914, est revisée.

SUMMARY

In this work, the Colombian representatives of the family Gekkonidae are recensed. 22 species, divided in 8 genera, are listed. The geographic range of each species is specified.

Ecological, zoogeographical and biological observations are reported. The Gekkonidae distribution of Colombia is analysed. Systematic remarks, based on methods of morphological analysis, concern specially two genera of Sphaerodactylinae: *Lepidoblepharis* Peracca and *Pseudogonatodes* Ruthven.

Two new forms are described: *Lepidoblepharis festae colombianus* subsp. nov. and *Pseudogonatodes* sp. This last species however has not been named, because the only specimen is of doubtful origin. Most of the material analysed was collected by the author during the period 1963-1965. The collection Fuhrmann and Mayor studied by PERACCA in 1914 is revised.

BIBLIOGRAPHIE

BARBOUR, T. 1905. *The Vertebrata of Gorgona Island: Reptilia; Amphibia.* Bull. Mus. comp. Zool. 46 (5): 98-102.

— 1921. *Sphaerodactylus.* Mem. Mus. comp. Zool. 47 (3): 217-278.

BOULENGER, G. A. 1885. *Catalogue of the lizards in the British Museum (Natural History)* 1: XII + 436 pp.

— 1908. *Descriptions of new South American Reptiles.* Ann. Mag. nat. Hist. (8) 1: 111-115.

— 1911. *Descriptions of new reptiles from the Andes of South America, preserved in the British Museum.* Ann. Mag. nat. Hist. (8) 7: 19-25.

— 1914. *On a second Collection of Batrachians and Reptiles made by Dr. H. G. F. Spurrell, F.Z.S., in the Choco, Colombia.* Proc. zool. Soc. London: 813-817.

BURT, C. E. 1932. *Comments on some lizards from Colombia.* Trans. Amer. micr. Soc. 51 (3): 209-216.

BURT, C. E. 1942. *Lizards from the Goajira Peninsula, Colombia.* Copeia: 263.

— et M. D. BURT. 1930. *The South American Lizards in the collection of the United States National Museum.* Proc. U.S. nat. Mus. 78 (6): 1-52.

— et M. D. BURT. 1931. *South American Lizards in the collection of the American Museum of Natural History.* Bull. Amer. Mus. nat. Hist. 61: 227-395.

— et M. D. BURT. 1933. *A preliminary check list of the Lizards of South America.* Trans. Acad. Sci. St. Louis 28 (1-2): 1-104.

COPE, E. D. 1863. *Catalogue of the Reptiles obtained during the Explorations of the Parana, Paraguay, Vermejo and Uruguay Rivers, by Capt. Thos. J. Page, U.S.N.; and of those procured by Lieut. N. Michler, U.S. Top. Eng., Commander of the Expedition conducting the Survey of the Atrato River.* Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia 1862: 346-359.

DIXON, J. R. 1962. *The leaf-toed geckos, genus Phyllodactylus, of northeastern South America.* S. West. Nat. 7 (3-4): 211-226.

— 1964. *The systematics and distribution of lizards of the genus Phyllodactylus in North and Central America.* Bull. Res. Cent. New Mexico St. Univ. 64 (1): 1-139.

— 1964. *Further data on the geckos (Phyllodactylus) of islands in the extreme southern Caribbean.* S. West. Nat. 9: 203-205.

DUNN, E. R. 1944. *Herpetology of the Bogota Area.* Rev. Acad. Colomb. Cienc. exact. fis. nat. 6: 68-81.

— 1944. *Los generos de Anfibios y Reptiles de Colombia, segunda parte: Reptiles, Orden de los Saurios.* Caldasia 3 (11): 73-110.

— 1945. *The Amphibians and Reptiles of the Colombian Caribbean Islands San Andres and Providencia.* Caldasia 3 (14): 269-271.

— 1957. *Contributions to Herpetology of Colombia 1943-1946.* Privé: 296 pp.

GIRARD, C. 1858. *Descriptions of some new Reptiles collected by the United States Exploring Expedition under the command of Capt. Charles Wilkes, U.S.N., Vol. 4.* Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia 1857: 195-199.

GOODWIN, G. G. et A. M. GREENHALL. 1961. *A review of the bats of Trinidad and Tobago.* Bull. Amer. Mus. nat. Hist. 122: 187-302.

HEATWOLE, H. et O. J. SEXTON. 1966. *Herpetofaunal Comparisons between Two Climatic Zones in Panama.* Amer. Midl. Natur. 75 (1): 45-60.

HERSHKOVITZ, P. 1958. *A geographic classification of Neotropical mammals.* Fieldiana Zool. 36 (6): 583-620.

HOLDRIDGE, L. R. 1947. *Determination of World Plant Formation from simple climatic data.* Science 105: 367-368.

— 1959. *Simple method for determining potential evapotranspiration from temperature data.* Science 130: 572.

KLUGE, A. G. 1964. *A revision of the South American gekkonid lizard, genus Homonota Gray.* Amer. Mus. Novit. 2193: 1-41.

— 1967. *Higher taxonomic categories of Gekkonid Lizards and their evolution.* Bull. Amer. Mus. nat. Hist. 135 (1): 1-59.

LOVERIDGE, A. 1947. *Revision of the African lizards of the family Gekkonidae.* Bull. Mus. comp. Zool. 98 (1): 1-469.

MEDEM, F. 1961. *Contribuciones a la Zoogeografia de Colombia. La distribución de los Reptiles.* Noved. colomb. 1 (6): 477-482.

— 1965. *Bibliografia comentada de Reptiles colombianos.* Rev. Acad. Colomb. Cienc. exact. fis. nat. 12 (47): 299-346.

NOBLE, G. K. 1923. *A New Gekkonid Lizard and a New Brachycephalid Frog from Colombia*. Amer. Mus. Novit. 88: 1-3.

PARKER, H. W. 1926. *The Neotropical Lizards of the Genera Lepidoblepharis, Pseudogonatodes, Lathrogecko and Sphaerodactylus, with the Description of a new Genus*. Ann. Mag. nat. Hist. (9) 17: 291-301.

— 1926. *The Reptiles and Batrachians of Gorgona Island, Colombia*. Ann. Mag. nat. Hist. (9) 17: 549-554.

PASTEUR, G. 1959. *Un caractère méconnu des Gekkonoidea (Reptiles). Importance de l'écaillure caudale dans l'étude de leur spéciation et de leur phylogénie.* C.R. Acad. Sci. Paris 249: 159-161.

— 1964. *Recherches sur l'évolution des lygodactyles, lézards Afro-Malgaches actuels.* Trav. Inst. sci. Chérifien, Zool. 29: 1-132.

PERACCA, M. G. 1897. *Viaggio del Dr. Enrico Festa nell'Ecuador e regioni vicine. IV. Rettili*. Boll. Mus. Torino 12 (300): 1-20.

— 1904. *Viaggio del Dr. Enrico Festa nell'Ecuador e regioni vicine. Rettili ed Amfibii.* Boll. Mus. Torino 19 (465): 1-41.

— 1914. *Reptiles et Batraciens de Colombie*. Mém. Soc. Sci. nat. Neuchâtel 5: 96-111.

PETERS, J. A. 1964. *Dictionary of Herpetology*. New York et London: VII + 392 pp.

— 1967. *The lizards of Ecuador, a check list and key*. Proc. U.S. nat. Mus. 119 (3545): 1-49.

RIVERO BLANCO, C. V. 1964. *Una nueva especie del genero Gonatodes Fitzinger (Sauria: Sphaerodactylidae) de Venezuela, con clave para las especies del pais.* Acta biol. Venezuela 4 (5): 170-184.

RUTHVEN, A. G. 1915. *Description of a new genus and species of Lizard of the family Geckonidae*. Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan 19: 1-3.

— 1916. *A new genus and species of Lizard from Colombia, with remarks on the genus Pseudogonatodes*. Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan 21: 1-3.

— 1922. *The Amphibians and Reptiles of the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia.* Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan 8: 1-70.

— 1928. *Notes on the genus Lepidoblepharis (Peracca), with description of a new subspecies*. Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan 191: 1-3.

SCHMIDT, K. P. 1954. *Faunal realms, regions and provinces*. Quart. Rev. Biol. 29: 322-331.

SHREVE, B. 1936. *A new Atelopus from Panama and a new Hemidactylus from Colombia.* Occ. Pap. Boston Soc. nat. Hist. 8: 269-272.

— 1938. *Hemodactylus neotropicalis — a correction*. Herpetologica 1 (5): 124.

— 1947. *On Venezuelan Reptiles and Amphibians collected by Dr. H. G. Kugler.* Bull. Mus. comp. Zool. 99 (5): 519-537.

SMIT, H. M. et C. GRANT. 1961. *The mourning gecko in the Americas*. Herpetologica 17: 68.

STUART, L. C. 1964. *The Environnement of the Central American cold-blooded Vertebrate Fauna*. Copeia 1966 (4): 684-699.

TAYLOR, E. H. 1956. *A review of the lizards of Costa Rica*. Univ. Kansas Sci. Bull. 38 (1): 3-322.

— et A. B. LEONARD. 1956. *Concerning the relationship of certain neotropical gekkonid lizard genera, with comments on the microscopical structure of their glandular scales*. Univ. Kansas Sci. Bull. 38 (1): 1019-1029.

TEST, F. H., O. J. SEXTON et H. HEATWOLE. 1966. *Reptiles of Rancho Grande and vicinity, Estado Aragua, Venezuela*. Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan 128:

TUTTLE, M. D. 1967. *Predation by Chrotopterus auritus on geckos*. J. Mammal. 48 (2): 319.

UNDERWOOD, G. 1954. *On the classification and evolution of geckos.* Proc. zool. Soc. London 124 (3): 469-492.

— 1962. *Reptiles of the eastern Caribbean.* Caribb. Affairs 1: 1-192.

VALDIVIESO, D. et J. R. TAMSITT. 1963. *Records and Observations on Colombian Reptiles.* Herpetologica 19 (1): 28-39.

— et J. R. TAMSITT. 1963. *A check list and key of the Amphibian and Reptiles of Providencia and San Andres.* Caribb. J. Sci. 3 (2-3): 77-79.

VANZOLINI, P. E. 1953. *Sobre a presença do genero Lepidoblepharis no Brasil (Sauria, Gekkonidae).* Pap. avuls. Dep. Zool. São Paulo 11 (15): 263-270.

— 1955. *Sobre Gonatodes varius (Auguste Duméril), com notas sobre otras especies do genero (Sauria, Gekkonidae).* Pap. avuls. Dep. Zool. São Paulo 12: 119-132.

— 1965. *On the Gonatodes of the Galapagos Islands.* Pap. avuls. Dep. Zool. São Paulo 17 (2): 17-19.

— et E. E. WILLIAMS. 1962. *Jamaican and Hispaniolan Gonatodes and allied forms (Sauria, Gekkonidae).* Bull. Mus. comp. Zool. 127 (10): 481-498.

WERMUTH, H. 1965. *Liste der rezenten Amphibien und Reptilien : Gekkonidae, Pygopodidae, Xantusiidae.* Das Tierreich 80: XXII + 246 pp.

Tome 75, nº 11. — Août 1968

Zur Phylogenese des sekundären Kiefergelenks

von

Fabiola MÜLLER
Zoologische Anstalt der Universität Basel

Mit 7 Abbildungen, 9 Tafeln und 5 Tabellen

INHALTSVERZEICHNIS

Wenn wir von Säugern sprechen, meinen wir ziemlich genau zu wissen, welche Merkmale diese Vertebratenkategorie von den Reptilien sondern: die erste Ernährung der Jungen mit Hilfe körpereigener Milch und der Besitz des sekundären Kiefergelenks. Und doch sind gerade diese beiden Charakteristika jene, die phylogenetisch gesehen die gemeinte Gruppe weder nach unten noch, wie wir sehen werden , nach oben sauber abgrenzen. Es hängt dies mit der allmählichen Fort- und Weiterentwicklung als einer Grundtatsache aller Evolution zusammen. Doch ist nicht die Abgrenzung der Mammalia unser eigentliches Thema, sondern die Zuordnung der beiden genannten Merkmale, welche uns phylogenetische Aussagen über die Genese des sekundären Kiefergelenks (SKG) erlaubt. Ob diese Charakteristika noch reptilhaften Säugervorstufen angehören oder ob ihre Korrelation im Laufe der Stammesgeschichte so locker wird, dass eine Entwicklung über die Mammaliagruppe hinaus sich anzubahnen scheint, interessiert uns vorerst lediglich als Konsequenz. Wir werden im Verlaufe der Untersuchung aber feststellen, dass die Phylogenese dieser Merkmalszuordnung uns wichtige Einblicke in die stammesgeschichtlichen Veränderungen der Ontogenesen erlaubt und dass wir von daher ein eindeutiges Kriterium zur Abgrenzung eigentlicher Säuger von säugenden Reptil- Übergangsstufen gewinnen. Die hier vorliegende Studie steht in enger Beziehung zu einer Arbeit über die transitorischen Verschlüsse der Beutler (Müller 1968 *a*) und zur Untersuchung über die frühe Phylogenese der Säuger-Ontogenesen (Müller 1967, 1968 *b*). Sie ist innerhalb dieses grösseren Zusammenhangs entstanden; neue Erkenntnisse über die Evolution des sekundären Kiefergelenks sind eben diesem Umstand zuzuschreiben. Ich danke meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. A. Portmann, für die Überlassung dieser Themen, für seine Anregungen und sein Interesse.

I. DIE KORRELATION VON SÄUGEN UND KIEFERGELENK-GENESE

1. Das gemeinsame Vorkommen von Laktation und sekundärem KG bei Monotremen, Marsupialiern und Eutherien

Ein Vergleich der drei rezenten Säugergruppen ergibt eine derartige Verschiedenheit hinsichtlich Fortpflanzung, sowie physiologischer und morphologischer Gesamtorganisation, dass sich zum Beispiel eine Zuordnung der Monotremen zu den Sauropsida rechtfertigen liesse, hätten sie nicht Laktation und Entwicklung eines SKG mit den beiden andern Gruppen gemeinsam. Sie legen beschalte Eier, die sie im Falle von *Ornithorhynchus* in einem aus Eukalyptusblättern bestehenden Nest ausbrüten; ihre Temperaturregulation ist noch recht mangelhaft, das Urogenitalsystem ist reptilähnlich organisiert, in der Kopfgestaltung bestehen wesentliche Unterschiede sowohl zu den Eutherien wie zu den Marsupialiern. Die Beutler sind den Eutheria ähnlicher, sie unterscheiden sich von ihnen aber immerhin in einem Ausmass, dass für Marsupialia und Eutheria getrennte Stammformen angenommen werden müssen (Müller 1968 *a*, *b*).

Die Tatsache nun, dass trotz dieser grossen, hier nur angedeuteten Divergenzen der Besitz des SKG und der Modus der Jungenernährung den drei Gruppen gemeinsam ist, führte Portmann zur Vermutung, es bestehe eine innere und direkte Beziehung zwischen Säugen und Kiefergelenk-Genese.

2. Klare Indizien: die Situation bei den Beutlern; Korrelation von Lippenverschluss und Entwicklung des SKG

Begründung des methodischen Vorgehens.

1. *Die Beutler-als Ausgangssituation*

Direkte Hinweise auf eine Korrelation gewinnen wir aus der Ontogenese der Marsupialia. Bevor wir sie untersuchen, wollen wir unser Vorgehen begründen, das die Kieferentwicklung der Beutler in den Mittelpunkt der Betrachtung stellt. Es geschieht dies nicht in erster Linie deshalb, weil die Beutler in einem von der Gesamtorganisation her gesehen früheren Zeitpunkt als die Eutherien geboren werden, obwohl gerade dieser Umstand eine besondere Chance bietet. Die Tatsache nämlich, dass die Marsupialia zu einem Zeitpunkt zur Welt kommen, da die Eutherien noch in voller intrauteriner Entwicklung begriffen sind, gibt die

Möglichkeit, den natürlichen Ablauf von Prozessen zu beobachten, die sonst nur dem experimentellen Eingriff zugänglich sind. Diese bei den Eutheria noch intrauterin ablaufenden Gestaltungen treten bei den Marsupialia postnatal umso deutlicher in Erscheinung, als sie wegen der für die Beutler nachgewiesenen Entwicklungsdehnung (MÜLLER 1967, 1968 *b*) gleichsam im Zeitlupentempo verfolgt werden können.

Was aber im Hinblick auf die phylogenetischen Aspekte von grösserer Wichtigkeit ist, sind zwei Umstände:

1. die Reptilnähe der Beutler und
2. das wahrscheinlich geringere phylogenetische Alter ihrer Ontogeneseform, was beides eine gewisse Garantie dafür geben dürfte, dass die Kieferentwicklung noch relativ ursprünglich abläuft.

Das hohe phylogenetische Alter der Monotremen lässt bei dieser Säugergruppe abgewandelte Verhältnisse vermuten, wie sie ja zum Beispiel hinsichtlich Jungenzahl und Ernährungsweise der Adulttiere vorhanden sind.

Für eine grössere Reptilnähe der Marsupialia gegenüber den Eutherien sprechen von der Ontogenese her die Organisation des Eis mit Dotter und Schalenmembran und das lange Beibehalten dieser Eihaut während der Embryonalentwicklung, sowie das nach HILL und de BEER (1950) vorhandene Eizahnrudiment; Indizien für Reptilferne der Eutherien sind die bereits abgewandelten Verhältnisse bezüglich des Geburtsmoments (1968 *a*), die frühe Organisation des Stratum granulosum und damit in Zusammenhang der Aufbau der transitorischen Verschlüsse aus definitivem Integumentmaterial. Von einer Schalenmembran sind nicht einmal Reste festzustellen. Diese reptilnahe beziehungsweise -ferne Organisation wird durch vielfältige Ergebnisse der vergleichenden Morphologie belegt. Sie bedarf hier keiner näheren Erläuterung. Notwendiger sind Argumente für die Annahme, die Ontogeneseform der Beutler sei jünger als jene der Eutherien.

Wir müssen bei der Beurteilung der Altersverhältnisse die Evolutionsgeschwindigkeit der beiden Gruppen vergleichen und dabei zwei Möglichkeiten unterscheiden, als erste die, dass die Evolutionsgeschwindigkeit in beiden Stämmen gleichgross sei. Dann deuten das Beibehalten der Schalenmembran, das Vorkommen von Eizahnrudimenten und die späte Entwicklung des säugertypischen Integuments auf eine spätere Emanzipation der Marsupialia. Als zweite besteht die Möglichkeit, dass die Evolutionsgeschwindigkeit der Eutherien grösser sei als jene der Beutler, was von der gesamten Phylogenese der Eutherien her wahrscheinlicher scheint. Die Beutler-Ontogeneseform wäre dann zwar nicht absolut, jedoch relativ jünger als jene der Eutheria. Interessant ist in diesem Zusammenhang die Ansicht des Paläontologen KÜHNE (1958), der die noch hypothetische

Entstehung der Marsupialia *nach* der Genese der Eutherien ansetzt. Wir dürfen sicher davon ausgehen, dass die Beutler in ihrer ganzen Ontogenese ursprünglichere Züge aufweisen als die Eutherien, und es scheint uns richtig, die bei ihnen feststellbare Korrelation von Lippenverschluss und KG-Genese als allgemeines, bei den Eutherien nur in etwas abgewandelterer Form vorhandenes Faktum herauszuheben. Wir wollen also zuerst eine Beschreibung der Kieferentwicklung der Beutler vorausschicken.

Am neugeborenen Beutler (Abb. 1) fällt der durch Verwachsung der Lippen zu einem Saugrohr umgestaltete Kopfpol ganz besonders auf. Die Lippenverschmelzung (Abb. 2) findet bereits praenatal statt und verhindert ein Öffnen und Schliessen des Mundes. Die Tatsache, dass die Beutlerjungen während sehr langer Zeit ununterbrochen an der Zitze hängend saugen, lässt vorerst denken, der Lippenverschluss werde primär dieser Laktationssituation gerecht. Wir sehen aus zwei Besonderheiten am Neonaten und aus der postnatalen Entwicklung, dass diese Zuordnung jedoch eine indirekte ist. Die mikroskopische Analyse ergibt, dass der neugeborene Beutler erst im Besitz des primären KG ohne Gelenkspalte ist; das SKG ist auch als Anlage noch nicht vorhanden (Abb. 5). Eine Zuordnung von Lippenverschluss und KG-Genese (zwecks Garantierung ungestörter Entwicklung)

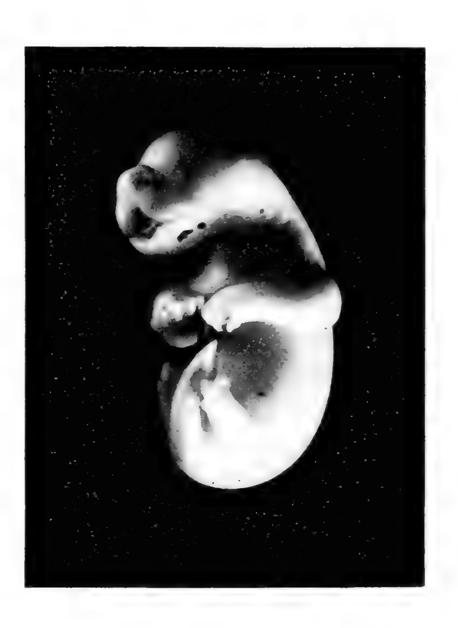


ABB. 1.

Die Lippen des Beutler-Neonaten *(Macropus rufus)* sind zu einem Saugrohr verwachsen, innerhalb dessen durch die seitlich aufgebogene Zunge die Zitze fest umschlossen werden kann.

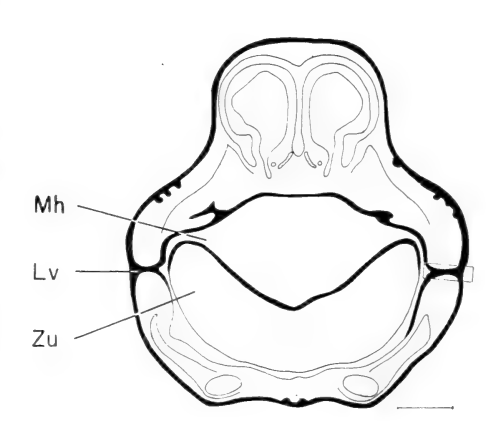


ABB. 2.

Der Querschnitt durch die vordere Kopfregion von *Macropus griseus* zeigt die durch peridermales Gewebe realisierte Lippenverwachsung (Lv); die Zunge (Zu) ist konkav eingedellt, sodass in der Mundhöhle (Mh) ein Raum für die Zitze entsteht.

scheint von daher mindestens so wahrscheinlich wie eine solche zur Laktation. Dies umso mehr, wenn sich herausstellen sollte, dass die Laktation selbst in Korrelation zur Kiefergenese steht. Die Vermutung eines derartigen Zusammenhangs hat PORTMANN (1965) für die Eutheria ausgesprochen, indem er in der Laktation einen Ernährungsmodus sieht, der während der Entwicklung des SKG das Gelenk zu schonen vermag. Für eine primäre Zuordnung von Lippenverschluss und Kiefergenese bei den Beutlern spricht vor allem die postnatale Entwicklung, während welcher die Verwachsung nur bis zur Ablösung des primären durch das sekundäre KG und nicht während der ganzen Laktationszeit besteht (Malleusablösung bei *Didelphis spec.* etwa mit 36, bei *Macropus griseus* mit 83 Tagen; Dauer der fixierten Laktationsphase bei *Didelphis* 50, bei *Macropus* 120 Tage). Das SKG der Beutler entwickelt sich postnatal und ist bei *Didelphis virginiana* mit etwa 8, bei *Macropus griseus* mit ungefähr 30/40 Tagen in einem Zustand, den es bei neugeborenen Eutheria-Nesthockern hat (Tafel 3).

Über den Funktionsbeginn des morphologisch nun vollständig erscheinenden SKG ist nichts bekannt. Die Weiterentwicklung gibt uns aber einen wertvollen Hinweis durch die zeitliche Relation, in welcher Lösung des Lippenverschlusses und Malleus- Abtrennung zueinander stehen. Der Lippenverschluss, so sagten wir bereits, lässt eine Kieferbewegung nicht zu. Zu dem Zeitpunkt, in welchem die Lösung der Verwachsung geschieht, ist also bestimmt das SKG mindestens nicht mehr schonungsbedürftig, eventuell sogar schon funktionsfähig, falls der Verschluss tatsächlich primär der Kieferentwicklung zugeordnet ist, was wir noch weiter zu belegen suchen. Bei *Didelphis* steht die Lösung mit 36 Tg. Postnatalentwicklung in den ersten Anfängen (MÜLLER 1968 *a*). Zu dieser Zeit ist der Malleus vom Meckelschen Knorpel abgetrennt und damit die Ablösung des primären durch das sekundäre KG vollzogen. Bei *Macropus griseus* finden wir eine ähnliche Situation: in einem Stadium von 83 Tagen hat die Öffnung des Lippenverschlusses begonnen, der Malleus hat eben seine Selbständigkeit erreicht. Diese Verhältnisse lassen die auch für die Eutheria-Nesthocker wichtige Vermutung zu, der Funktionsbeginn des SKG falle mit der Abgliederung des Malleus zusammen: es besteht hier eine deutliche Korrelation von Gelenkentwicklung und Lippenverwachsung.

2. *Die Korrelation von Lippenverwachsung und KG-Genese als ursprüngliche in verschiedenen Säugergruppen*

Nun gilt es weiter zu untersuchen, ob diese Zuordnung die primäre oder ob die Korrelation von Saugprozess und Lippenverwachsung ursprünglicher sei.

Ganz vereinfachend können wir sagen: Laktation ist möglich ohne Lippenverschluss, die meisten Eutherien saugen ohne diese transitorische Verwachsung

Anderseits ist eine Stillegung der Kiefergelenke zwar ohne Lippenverschluss solange denkbar, als die morphologischen Voraussetzungen für eine Bewegung noch nicht vorhanden sind, für eine Funktion die apparativen Grundlagen also noch fehlen. Wir werden sehen, dass eine derartige Möglichkeit für diarthognathe Formen mit nebeneinanderliegenden Kaugelenken in Frage kommen konnte.

a) *ontogenetische Indizien*

Doch liefert uns die Ontogenese der rezenten Eutherien für eine ursprüngliche Zuordnung von Lippenverschluss und KG-Genese folgende Indizien: wo bei den Eutherien ein Lippenverschluss ausgebildet wird, entsteht er in den von mir untersuchten Fällen bei *Talpa*, *Erinaceus*, *Centetes*, *Mus* und *Felis* durchwegs in einem Stadium, in dem nur das primäre KG vorhanden ist. Das ist jenes Stadium, von dem wir nach noch unveröffentlichten Untersuchungsergebnissen annehmen müssen, dass es ein früheres und zugleich frühestes Geburtsstadium der Eutherien darstellt. Der Lippenverschluss wäre also auch hier wie bei den Beutlern in Zuordnung zur KG-Entwicklung zu verstehen. Der Verschluss wird bei *Felis* noch intrauterin, bei den andern Fällen, *Talpa* ausgenommen, unmittelbar vor der Geburt gelöst, bevor also die Laktation einsetzt. Diese Situation erhärtet die Vermutung einer Beziehung von Lippenverwachsung und Kieferentwicklung und präzisiert sie für die rezenten Eutherien in der Weise, dass ihre Notwendigkeit auf die frühen Entwicklungsphasen begrenzt sein dürfte. In diesem Sinne ist eventuell auch das vollständige Fehlen des Verschlusses bei Eutheria-Nesthockern zu verstehen. Wir werden allerdings S.403 für fehlende Lippenverwachsung noch eine andere Interpretationsmöglichkeit vertreten.

b) *phylogenetische Indizien*

Neben diesen ontogenetischen Indizien spricht ein stammesgeschichtliches Argument für eine Korrelation von Lippenverschluss und Kiefergenese, die Tatsache nämlich, dass Formen mit SKG adult eine kleinere Mundspalte haben als jene mit nur primärem. Man hat sich die Evolution des adult definitiven Wangenverschlusses aufgrund der heute ontogenetisch noch zu beobachtenden Verhältnissen in folgenden Schritten vorzustellen:

— bei den Formen mit zwei nebeneinanderliegenden funktionierenden KG war eine Verkleinerung der Mundspalte für den Adultzustand noch nicht unbedingt notwendig. Ein transitorischer, das heisst nur während der Entwicklungszeit vorhandener Lippenverschluss war dann erforderlich, wenn das primäre KG vor dem sekundären funktionsreif wurde. Fand aber bereits bei diesen frühesten diarthognathen Formen die S.387 besprochende Verschiebung der Ossifikation und der Funktionsreife statt, so war eine Bewegung des primären vor dem sekundären nicht möglich, ein Lippenverschluss also nicht notwendig;

— bei den Formen mit einem rostral vom primären entstehenden sekundären KG musste die Mundspalte so verkleinert werden, dass mindestens das Gebiet der Dentale-Squamosum-Gelenkung durch Wangen überdeckt wurde.

Dass aber nicht nur die durch die Rostralverlagerung des SKG verlangte Ausbildung von Wangen, sondern auch eine vorübergehende Stillegung der Kiefer angestrebt wurde, wird durch die Tatsache bezeugt, dass dieser Lippenverschluss ontogenetisch heute noch die ganze Mundspalte, nicht nur die Region des Dentale-Squamosum-Gelenks verschliesst.

Die fossilen Zeugnisse im Vorfeld der Säuger lassen auf frühe fleisch- (Theriodontia n. COLBERT 1965) und spätere pflanzenfressende Formen (Ictidosauria n. COLBERT 1965) schliessen. Diese Folge spricht ebenfalls zugunsten einer nur allmählichen Verkleinerung der Mundspalte und in Beziehung damit einer allmählichen Entstehung der Mundhöhle als Kau- und Verdauungsraum.

3. DIE LAKTATION ALS GARANT EINER AFUNKTIONELLEN ENTWICKLUNGSPHASE

1. *Die Schonung des sekundären KG durch den Laktationsmodus*

Zur engen Beziehung von Wangenverschluss und Kieferentwicklung gesellt sich als Konsequenz jene von Laktation und Kiefergenese, indem die Stillegung der Kiefer durch den Lippenverschluss einen Ernährungsmodus verlangt, bei dem kein Kauen notwendig ist.

Die Untersuchungen von PRECHTL und SCHLEIDT (1950) zeigen, dass ein derartiges Saugen tatsächlich existiert. Bei dem von ihnen als Pumpsaugen bezeichneten Modus wird die tief ins Maul genommene Zitze mit beiden Lippen fest umschlossen. Perioden von rasch erfolgenden Saugbewegungen werden durch kurze Pausen geschieden. Aktiver Teil scheint beim Trinken nur die Zunge zu sein, da die Kiefer ruhig stehen und ausschliesslich Bewegungen des Mundbodens und Schluckens zu beobachten sind. Die Autoren bezeichnen im Hinblick auf die beim menschlichen Säugling auftretenden Laktationsperioden das Pumpsaugen als ontogenetisch älter gegenüber dem Lecksaugen, bei dem die Unterlippe die Zitze nicht mehr berührt und die Zunge leckende Bewegungen ausführt. Die Zitzenlänge spielt für das Auftreten der beiden Modi nach den Untersuchungen von PRECHTL (1951) keine Rolle.

Dass das Pumpsaugen aber auch phylogenetisch ein sehr ursprüngliches Laktationsverhalten darstellt, zeigt uns die Gruppe der Marsupialia, wo ausschliesslich dieser Modus vorkommt (MÜLLER 1968 *a*). Stellen wir die bisherigen Untersuchungen über den Saugmodus zusammen (Tab. I), so fällt auf, dass das Lecksaugen nur bei Nestflüchtern (zum Beispiel *Cavia*, *Lepus*) und bei Übergangs-

formen (*Oryctolagus, Canis*) auftritt. Dieselbe Übersicht zeigt uns, dass bei Lecksaugern der Malleus bereits abgelöst ist oder unmittelbar vor der Abtrennung vom Meckelschen Knorpel steht.

TABELLE I

Malleusablösung und Laktationsmodus.

	Pumpsaugen	Lecksaugen	Malleusablösung
Didelphis virginiana	+		36 Tg.
*Macropus giganteus**	+		83 Tg.
Mesocricetus auratus	+		Beginn 4. Tg.
Mus musculus	+		5½ Tg.
Rattus norvegicus	+		Beginn 4. Tg.
Apodemus flavicollis	+		bei Geburt nicht abgelöst
Oryctolagus cuniculus		+	kurz nach Geburt
Felis domestica	+		bei Geburt
Canis familiaris		+	Ossif.: 7.EWo
Lepus europaeús		+	praenatal
Cavia cobaya		+	37 ET

2. *Beziehung von Laktationsdauer und KG- Entwicklung*

Eine Schonung des sich entwickelnden Kiefergelenks durch den Laktations-nodus wird also bei Beutlern und Eutheria-Nesthockern ganz deutlich sichtbar. Die Beziehung von Laktationsdauer und Kiefergelenkentwicklung vermittelt uns noch differenziertere Einsichten.

Wir sagten bereits, dass von den Beutlern her gesehen der Funktionsbeginn des SKG mit der Malleus-Ablösung zusammenfällt. Von daher ist zu erwarten, dass die Laktation so lange dauert, bis diese Situation erreicht ist, und dass anderseits das Säugen in jenen Fällen nicht mehr notwendig ist, wo die Malleus-Ablösung schon intrauterin erfolgt. Unsere Übersicht (Tab. II) zeigt, dass ein Zusammenfallen von Malleus-Ablösung und Laktationsende bei den Monotremen vorkommt. Bei den Beutlern hingegen und bei den Eutheria-Nesthockern über-

* Macropus giganteus = M. griseus

dauert die Laktation die Malleus-Verselbständigung und erstreckt sich, besonders bei den Beutlern, über die Phase des Augenöffnens und des Zahndurchbruchs weit hinaus. Es scheinen also bezüglich der Laktationsdauer keine ursprünglichen Beziehungen mehr vorzuliegen. Wieso hier die Laktation verlängert ist und warum Laktation auch in Fällen auftritt, wo der Malleus bereits intrauterin vom

TABELLE II

Malleusablösung und Laktationsdauer

	Malleusablösung	Laktationsdauer
Ornithorhynchus anatinus	120 Tg.	120 Tg.
Echidna aculeata	In Stadium 54 Ablösung nahe bevorstehend	Entwöhnungsversuche beobachtet bei Stadium 54
Didelphis	Bei *Didelphis virginiana* mit 32 Tg. Beginn der Ablösung (McCLAIN 1939), bei *Didelphis spec.* mit 36 Tagen vollzogen	90 Tg.
Macropus giganteus	Vor 83 Tagen	Mehr als 360 Tg.
Mesocricetus auratus	Beginn 4. Tg. (HERTER, unveröffentlicht)	2—4 Wo
Mus musculus	Mit 5½ Tagen vollzogen (ENGESSER, unveröff.)	17 Tg.
Rattus norvegicus	Beginn am 4. Tg.	21 Tg.
Oryctolagus cuniculus	Kurz nach Geburt	50/60 Tg.
Cavia cobaya	Mit 37 Embryonaltagen (BELLMER 1963)	3 Wo; Entwöhnung nach 4 Tg. möglich
Procavia		Keine Laktation (MOLLARET 1962)

Meckelschen Knorpel gesondert wird, kann in diesem Zusammenhang nicht beurteilt werden. Die Angaben über Laktationsdauer und noch mehr jene über Malleusablösung sind dafür im Augenblick noch zu wenig umfassend. Dass unser Grundschema aber richtig sein dürfte, nach welchem Laktationsende und Funktionsbeginn des SKG zusammenfallen, zeigt der Fall von *Procavia*, einem Nestflüchter sehr ursprünglichen Gepräges und mit einem bei der Geburt abgelöstem Malleus, bei welchem eine Laktation nach MOLLARET (1962) kaum mehr stattfindet.

3. *Die Thesen von* Fürbringer *und* Portmann

Die Laktation im Zusammenhang mit der Kiefergenese hat vor Portmann (1965) bereits Fürbringer (1904) beschäftigt. Fürbringer sieht neben einer Vielfalt anderer Faktoren in der saugenden Ernährung der stammesgeschichtlich frühesten Beutler eine Ursache zur Entstehung des SKG. Da nach dem Autor dieser Ernährungsmodus nur den vordern Kieferabschnitt beanspruche, wurden die Unterkieferelemente der pro-amphibischen Vorfahren, von denen Fürbringer die Säuger ableitet, gelockert; es entstand rostral vom ursprünglichen Quadrato-Articulare- das neue Dentale-Squamosum-Gelenk. Er fasst die Genese des SKG als „Beständigung neu auftretender (cänogenetischer) embryonaler oder larvaler Einrichtungen für das spätere Leben“ auf und dies in Analogie zu den Kieferverhältnissen der Anuren während der Metamorphose. Wie dort der ventrale Lippenknorpel als rostraler Abschnitt des Meckelschen Knorpels in der Larvenzeit selbständig bewegt werden kann, so sei eine unabhängige Artikulation des Squamoso-Dentale-Gelenks gegenüber dem primären Kiefergelenk möglich gewesen. Da liegt eine Schwäche der Analogie: die rostrale Kieferbewegung der Anuren ist nur möglich, solange die Lippenknorpel vom übrigen Meckelschen Knorpel noch abgetrennt sind; für die phylogenetisch frühen Säuger postuliert Fürbringer aber eine derartige rostrale Bewegung für Entwicklungsstadien mit noch einheitlichem Meckelschem Knorpel.

Während also Fürbringer die Laktation als Mitursache für die Genese des SKG und als jenen Ernährungsmodus anspricht, der eine Kieferbewegung diarthognather Vorfahrenformen ermöglichte, wurde von Portmann die Laktation lediglich als phylogenetisch und ontogenetisch transitorischer Garant einer afunktionellen Phase vermutet, während welcher sekundäres und primäres KG erst einmal gebildet und bewegungsfähig werden müssen, eine Hypothese, die durch die Ergebnisse dieser Studie voll bestätigt wird.

4. Vorgeschichte der Korrelation: die Situation bei den Ahnenformen

1. *Phylogenese der Laktation*

Nachdem die Korrelation von Lippenverschluss und Kieferentwicklung, sowie jene von ihr abhängige von Laktation und Kiefergenese genügend belegt sein dürfte, wollen wir auf die Vorgeschichte dieser Beziehung eingehen und nach der Phylogenese von Laktation und SKG fragen. Wir gehen dabei wegen der

eingangs dargelegten Gründe wieder von den Beutlern aus. Wenn die Genese des SKG einen Lippenverschluss (definitiven: Monotremen, transitorischen: Marsupialia, Eutheria-Vorfahren und primitive Eutherien) zur Voraussetzung hat, so schliesst dies die Notwendigkeit mit ein, dass die Laktation stammesgeschichtlich früher vorhanden war als der Trend zur Ausbildung eines SKG.

Brink (1956) zusammen mit andern Paläontologen ist nun tatsächlich der Ansicht, Homoiothermie, Viviparie und Laktation seien schon vor dem Erwerb eines SKG ausgebildet gewesen. Doch ist seine paläontologische Argumentierung mit grossen Unsicherheitsmomenten belastet. Brink schliesst zum Beispiel lediglich aus spezialisierten Hautdrüsen an der Oberkieferaussenseite von *Diademodon* (Cynodontia) auf das Vorhandensein von Milchdrüsen und sieht weiter in den Gebissverhältnissen einen Hinweis auf Laktation insofern, als das aus immerhin 34 conodonten Zähnen bestehende Gebiss des Neonaten eine selbständige Nahrungsaufnahme nicht erlaubt habe.

Bessere Indizien für ein frühes Bestehen der Laktation liefern uns 1. die ontogenetische Sukzession von Mammarorganen, Lippenverschluss, Sinnesverschlüssen und SKG, 2. die Ergebnisse der ausgezeichneten Untersuchung Bresslaus (1912) über den Mammarapparat.

Tabelle III

Ontogenese des Lippenverschlusses.

	Primäranlagen d. Mammarapparates	Lippenverschluss	Lidverschluss	Sekundäres KG vollständig
Echidna	5,5 mm SST (Neonatus: 15 mm SST)			Ornithorhynch.: mit 1 bis 2 Mo
Dasyurus quoll	6 mm SST, praenatales Stadium (Neonatus: 6 mm SST)	Bei der Geburt vorhanden	Erst nach d. Geburt	Mit 25 PN
Didelphis virginiana	8 mm SST, ungefähr 11 ET	12 ET (Embryonaltage)	12 ET	8 PN (Postnataltage)

Es geht uns also um die Frage: fand Laktation phylogenetisch früher als die Entstehung des die Kiefergenese vorbereitenden Lippenverschlusses statt ? Unsere Zeittabelle (Tab. III) bezeugt für zwei Beutlerformen das Auftreten der Mammaranlagen vor der Realisierung des Lippenverschlusses, was im Falle echter Rekapi-

tulation ein Beleg dafür wäre, dass die Laktation zum Zeitpunkt, da die Lippenverwachsung phylogenetisch das erstemal auftrat, bereits vorhanden war. Da Lippenverwachsung und Genese des SKG korreliert sind, war in diesem Fall Laktation auch früher als das Auftreten dieser neuen Gelenkung vorhanden, was wiederum durch die ontogenetische Sukzession (Tab. III) belegt scheint.

Bessere Indizien für frühes Auftreten der Laktation gibt die sehr zuverlässige Studie BRESSLAUS (1912). Die von ihm als Primäranlagen bezeichnete Grundlage des Mammarapparates der Monotremen und Marsupialia stellen paarige Epidermiswucherungen dar, die sich als leistenförmige Streifen jederseits innerhalb des zwischen den vordern und hintern Extremitäten gelegenen Rumpfabschnittes finden. Sie ist bei Monotremen und Marsupialiern so ähnlich, dass der Autor die Übereinstimmung in Form und Lage als Argument für eine gemeinsame Abstammung der beiden Gruppen verwendet. Da wir eine diphyletische Entwicklung dieser beiden Säugerlinien für gesichert halten (MÜLLER 1967, 1968 *b*), ist die Ähnlichkeit umso erstaunlicher. Sie lässt auf eine bereits bei den späten Säuger-Vorformen verbreitete Anlage schliessen. Die Tatsache einer weiten Verbreitung der Primäranlage wird weiter belegt durch den Umstand, dass nach BRESSLAU auch die Milchorgane der Eutheria auf Anlagen zurückgeführt werden müssen, die den Primitivorganen der Beutler und Monotremen entsprechen und bereits bei Ahnenformen vorkamen.

BRESSLAU deutet die Primitivorgane der Marsupialier und Monotremen und den ihnen homologen Milchstreifen der Eutherien als Rudimente von Organen, die bei oviparen Ahnen der Mammalia an Stelle der jetzigen Mammarorgane gelegen haben und zum Brüten der Eier verwendet wurden, weshalb er sie als Brütorgane bezeichnet. Ihre ursprüngliche Aufgabe als Wärmeproduzenten wurde durch reiche Blutgefässversorgung ermöglicht, welche ihrerseits in der nun einsetzenden Haar- und Drüsenevolution die Entstehung besonders vieler und grosser Drüsen begünstigte. Infolge der immer kürzeren Brutzeit schlüpften die Jungen der Mammalia-Vorfahren schliesslich in so unentwickeltem Zustand, dass sie durch die Sekretionen dieses Hautfeldes ernährt werden mussten. BRESSLAU nimmt aufgrund der Ontogenese der Mammarorgane ausdrücklich an, dass „bei den Vorfahren der Ursäuger, die noch nicht Mammalia waren", Brutpflegeeinrichtungen bestanden haben mussten.

Wir stellen als hoch wahrscheinlich fest: Laktation bestand vor der Ausbildung des Lippenverschlusses und vor der Genese des SKG. Unsere Vorstellung von der Vorgeschichte der Mammalia, insbesondere der Beutler, wird durch ein weiteres Faktum ergänzt. Wir fanden in der Untersuchung über die transitorischen Verschlussbildungen dar Marsupialia (MÜLLER 1968 *a*), dass der Lippenverschluss phylogenetisch älter ist als die Sinnesverschlüsse, ein Tatbestand, der auch durch das ontogenetische Auftreten (Tab. III) bestätigt wird. Damit ist gesagt, dass die Lippenverwachsung bereits bei Formen aufgetreten ist, die noch keine Nesthocker

waren, bei Formen also, die als Nestflüchter in der reptiltypischen Weise sich im Ei entwickelten. Wir dürfen deshalb über die direkten Ahnenformen der Marsupialia folgende Aussagen machen. Sie besassen, echte Rekapitulation vorausgesetzt,

1. eine Ernährung der Jungen mit Muttermilch und ein SKG,
2. ein haarloses Integument (MÜLLER 1968 *a*),
3. Nestflüchter-Junge.

Mit andern Worten: die frühen Vorfahren der Marsupialia waren bereits ovipare Säuger, hatten jedoch noch keine säugertypische Ontogeneseform. Von hier aus gesehen bestünde die Möglichkeit, die Abgrenzung der konventionell als Säuger betrachteten Tiere von den bis heute als Reptilia bezeichneten nicht mittels der üblichen Kriterien: Homoiothermie, Besitz eines SKG, Laktation, sondern von der Ontogeneseform her vorzunehmen, indem als Mammalia lediglich jene Formen mit Nesthocker- und jene mit sekundären Nestflüchter-Jungen klassifiziert werden. Eine derartige Sonderung nach dem Geburtszustand ist aber faktisch nur für die rezenten Gruppen möglich, und hier genügt auch die gebräuchliche Abgrenzung. Wegen Fehlens paläontologischer Zeugnisse über den Ontogenesetypus der fossilen Formen besteht die Unmöglichkeit einer auch diese umfassenden Trennung weiterhin: theoretisch ist jedoch eine klare Sonderung möglich.

Die Eutherien, von denen wir eingangs sagten, dass sie sich in vielen Belangen weiter von den Reptilien entfernt haben als die Beutler, sind aufgrund ihrer transitorischen Verschlüsse (MÜLLER 1968 *a*) bezüglich direkter Vorfahren wie folgt zu charakterisieren: sie besassen

1. Laktation der Jungen und SKG,
2. ein behaartes Integument,
3. Nesthockerjungen und zwar höchst wahrscheinlich vivipare, da Anzeichen an eine frühere Eientwicklung nicht mehr generell vorhanden sind.

Die Vorfahren der Eutherien mit Jungen, die nach Tragzeiten von etwa 13—18 Tagen geboren wurden (unveröffentlichte Ergebnisse), waren also bereits Säuger in der vollsten Bedeutung des Wortes. Es beginnt damit die Geschichte der Mammalia auch für den Embryologen, nicht nur für den Paläontologen viel früher als mit den rezenten Formen.

2. *Ossifikations- und Reifungsverzögerung im primären KG*

Sowohl in Richtung der Monotremen wie in jener der Marsupialia und Eutheria erfolgte noch eine weitere Vorbereitung, welche die Bildung eines sekun-

dären KG erst ermöglichte. Wir begegnen ihr, wenn wir die Verknöcherungsfolge im Reptilkopf vergleichen mit jener im Säugerschädel. Es fällt uns dabei auf, dass bei Reptilien und bezeichnenderweise auch bei Vögeln das Quadratum relativ zu den übrigen Schädelelementen früher verknöchert als bei den Mammalia (Abb. 3). Sobald das Deckknocheninventar angelegt ist, ossifiziert es als eines der ersten chondrocranialen Elemente überhaupt. Bei den Säugern hingegen verknöchern Malleus und Incus als fast letzte Einheiten vor den Turbinalia und der Siebbeinplatte des Ethmoidale.

Die Ossifikationsverzögerung im Incus ist umso auffallender, als der übrige dem Palatoquadratum der Reptilia homologe Abschnitt, die Lamina ascendens der Ala temporalis, der erste Ersatzknochen im Säuger-Cranium zu sein scheint. In den bestehenden Untersuchungen tritt dies nicht klar zu tage, sei es, dass sein frühes Auftreten der makroskopischen Methode entgangen ist, sei es, dass der Stadienabstand der Objekte zu gross war. In folgenden Fällen ist die Ala temporalis (=Teil des adulten Alisphenoids) als erster Ersatzknochen sicher dokumentiert: bei *Sciurus vulgaris*, *Equus caballus*, *Felis domestica* (eigene Untersuchungen), *Erethizon dorsatus* (STRUTHERS 1927), *Manis javanica* (STARCK 1951).

Cavia cobaya zeigt die Ossifikationsverzögerung im primären Kiefergelenk nicht. Malleus und Incus werden schon vor der Ohrkapsel verknöchert zu einem Zeitpunkt, da mit 35 Tagen das SKG eben in Bildung begriffen ist. Die nach BELLMER (1963) zwischen 33 und 37 Tagen erfolgende Malleusablösung fällt hier mit der Genese des SKG zusammen. Diese Verhältnisse sind sicher als abgeleitet zu interpretieren.

Die Angaben über Verknöcherungssukzessionen sind noch wenig umfassend. Wir sind daran, die wenigen Literaturangaben in dieser Richtung zu ergänzen.

Eindrücklicher noch als die Ossifikationsverschiebung ist die relativ zu Vögeln und Reptilien verspätete Ausbildung der Gelenkspalte zwischen Quadratum und Articulare. Während diese bei den Sauropsiden schon vorhanden ist, wenn die Skelett-Teile noch knorpelig ausgebildet sind, tritt bei den Säugern die Spalte erst gegen Ende der vollständigen Ossifikation der Gelenkelemente auf. Dies kann geschehen, wenn die Gelenkspalte im SKG bereits seit einiger Zeit vorhanden und der Malleus abgelöst ist. Nach FREY (1911) stellt das Malleus-Incus-Gelenk bei Eutherien adult sogar in so vielen Fällen eine Ankylose dar, dass er vorschlägt, hier nicht mehr von Gelenk, sondern lediglich noch von einer Hammer-Amboss-Verbindung zu sprechen.

Diese bei den Säugern erfolgte Verschiebung ist einzig in Richtung einer Evolution des SKG sinnvoll zu deuten. Ohne diese Verzögerung hätten die ersten noch nestflüchtenden Beutler-Vorfahren im Geburtszeitpunkt bereits ein funktionierendes, verknöchertes Quadrato-Articulare-Gelenk besessen, zu der Zeit, da nach der vollständigen Anlage des Deckknocheninventars das Dentale erst

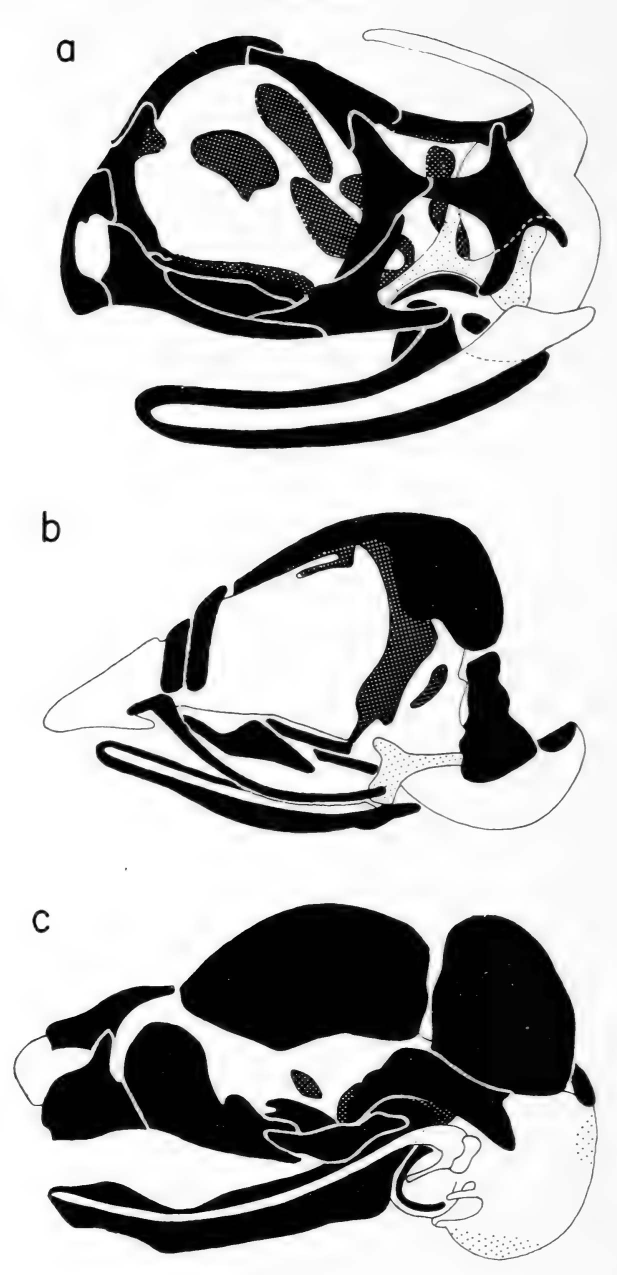


ABB. 3.

Ossifikationsverzögerung im primären KG der Säuger. Chondrocranium (hell) mit Deckknochen (schwarz) und Ersatzverknöcherungen (schwarz punktiert) von *Sphenodon* (a, n. HOWES 1901), *Gallus* (b, n. ERDMANN 1939) und *Lepus* (c, n. de BEER 1937) zu Beginn der chondralen Verknöcherung: im Reptil- und Vogel-Chondrocranium sind Quadratum und Occipitalia von den ersten ersatzknöchernen Einheiten, bei den Säugern hingegen ossifiziert der Incus als fast letzter Knorpelknochen.

noch den Gelenkkopf, das Squamosum die -pfanne auszubilden hatte. Dank der Verschiebung kamen diese Vorfahrenformen mit noch knorpeligem primärem KG ohne Gelenkspalte zur Welt. Die Funktionsreife des Quadrato-Articulare-Gelenks wurde also mit der Ossifikationsverzögerung höchst wahrscheinlich in der Weise verschoben, dass sich inzwischen das SKG entwickeln konnte. Das Faktum dieser Verschiebung spricht mit jenem des Lippenverschlusses dagegen, dass eine Rekapitulation in dem Sinne bestünde, dass das primäre vor dem sekundären KG seine Funktionsfähigkeit erlangte, wie dies in den Beweisführungen für eine Kontinuität der phylogenetischen Kieferentstehung postuliert wird.

Es ist durchaus denkbar, dass derartige Reifeverschiebungen eine Form betroffen haben, die als Neonatus etwa dem Geburtszustand unserer *Lacerta* entsprach. Eine Verlangsamung der morphologischen und funktionellen Reifung des primären KG hätte zur Folge gehabt, dass das Tier zwar hinsichtlich der übrigen Merkmale noch als Nestflüchter, aber ohne die Fähigkeit des Kauens geschlüpft, und dass also bereits eine einfache Brutpflege notwendig gewesen wäre. Die gegenüber den Sinnesverschlüssen phylogenetisch ältere Lippenverwachsung, deren Genese der Ossifikationsverschiebung etwa parallel oder leicht nachhinkend erfolgen musste, spricht in gleichem Sinne.

Die ersten phylogenetischen Vorbereitungen in Richtung einer Genese des SKG waren also

1. Ausbildung der Laktation,
2. Verschiebung der Funktionsreife des primären KG durch spätere Ossifikation des Quadratum und spätere Entstehung einer Gelenkspalte,
3. Ausbildung des Lippenverschlusses.

5. Die Korrelation und die Entstehung des Säuger-Nesthockertypus

Die Ernährung der Jungen mit Muttermilch bildete bei den Marsupialia und den Eutheria die conditio sine qua non dafür, dass das Quadrato-Articulare-Gelenk durch das SKG ersetzt werden konnte. Die Laktation steht zugleich auch in Beziehung zur Entstehung des Nesthockertypus, durch welchen die ursprünglichen Säuger sich so grundlegend von den Reptilien unterscheiden. Damit ist jedoch die Entwicklung dieser neuen Ontogeneseform bei den Säugern nicht im entferntesten erfasst in dem Sinne, dass die Genese des SKG unweigerlich die Entwicklung von Nesthockern mitbedingt hätte. Es ist vielmehr so, dass trotz der Komplikation, die eine neue Kiefergestaltung mit sich bringt, der neue Ontogenesetypus erstrebt wird.

1. *Das Erreichen der oviparen Nesthockerstufe: Vergleich mit den Vögeln*

Das wird klar aus der Gegenüberstellung mit den Vögeln (Tab. IV), wo bei gleicher Ausgangslage wegen des Beibehaltens des primären KG der Weg zur Nesthockerform direkter ist, indem in der Ernährung der hilflosen Schlüpflinge nicht der Modus ändert, sondern lediglich eine stärkere Beteiligung der Elterntiere an der Fütterung der Jungen sich entwickeln muss. Die erste Entwicklungsetappe der Säuger-Vorformen, die Genese oviparer Nestflüchter mit SKG aus Reptil- Nestflüchtern ohne SKG umfassend, verlangt hingegen bereits das Säugen durch das Muttertier: die Entstehung eines neuen Ernährungsmodus und das Werden der Mutter-Kind-Verschränkung. Ob hierauf wirklich in allen drei Säugergruppen eine Zwischenstufe oviparer Nesthocker durchlaufen worden ist, darüber besteht zwar keine Sicherheit, jedoch grosse Wahrscheinlichkeit. Denn wir kennen einerseits die merkwürdige Tatsache, dass bei den Beutlern die Schalenmembran bis fast zum Ende der Embryonalentwicklung beibehalten werden kann, ein Hinweis auf grosse Nähe oviparer Vorfahren, und anderseits wird in den Monotremen diese Stufe konkret verwirklicht, was als Analogon Beachtung beansprucht. Da die Jungen als Nesthocker in unentwickelterem Zustand zur Welt kommen — wir müssen hier wiederum auf die Verhältnisse bei den Monotremen hinweisen — ist für diese erste Phase eine Verkürzung der Brutperiode anzunehmen, wie sie bei *Ornithorhynchus* feststellbar ist. Bis zum Erreichen der Fortpflanzungsstufe mit oviparen Nesthockern besteht, vom Ernährungsmodus abgesehen, die gestaltliche Organisation jedoch eingeschlossen, Ähnlichkeit mit den Vögeln.

2. *Die Entwicklung zum viviparen Nesthocker*

Nun fand aber bei den Säugern der Wechsel von der oviparen zur viviparen Fortpflanzung und damit eine weitere Verkürzung der Entwicklungszeit statt, wenn wir die Entwicklungsdauer von *Ornithorhynchus* als modellartige Zwischenstufe für das hypothetische ovipare Nesthockerstadium der Marsupialia und Eutheria betrachten dürfen. Eine extrem kurze Tragzeit von 10 und 13 Tagen bei den frühesten Beutlern war aufgezwungen durch den Umstand, dass die Plazentation erst noch evoluieren musste. Die Geburtsorganisation dieser ersten Formen, zum Beispiel von *Marmosa*, steht etwas hinter jener der oviparen Monotremen zurück (Müller 1968 *b*), die der frühesten Eutheria-Vorfahrenformen dürfte ihr nach ontogenetischen Zeugnissen (Müller 1968 *a*) etwa entsprechen: das ist für beide Linien eine gestaltliche Ausbildung, die hinter jener der Reptilia-Nestflüchter zurücksteht und jener der Vogel-Nesthocker mit kürzester Brutzeit (Wendehals, grosser Buntspecht mit $10^1/_2$ Tagen) vergleichbar ist. Dann erfolgt schliesslich in steter Verlängerung der Tragzeit das Erreichen der fortgeschritte-

TABELLE IV

Evolution der Ontogeneseform.

Wir verdanken die Angaben über die Vogel-Phylogenese Herrn Prof. Portmann

B E U T L E R	E U T H E R I A	V Ö G E L
REPTIL-NESTFLÜCHTER *mit primärem KG*	REPTIL-NESTFLÜCHTER *mit primärem KG*	REPTIL-NESTFLÜCHTER *mit primärem KG*
Erste Brutzeitverkürzung		Beginn der Verschränkung von Alt-Jungtier in der Postembryonalzeit
NESTFLÜCHTER *adult mit sekundärem KG*		VOGEL-NESTFLÜCHTER *mit primärem KG*
Zweite Brutzeitverkürzung	Brutzeitverkürzung	1 / 2
OVIPARE NESTHOCKER	ev. OVIPARE NESTHOCKER *adult mit sekundärem KG*	VOGEL-NESTHOCKER *mit primärem KG*
		1. Linien mit starker Brutzeitverkürzung 2. Linien, in denen lange Brutzeit beibehalten wird
Entwicklungsverkürzung Start-Tragzeiten von 11/12 Tg.	Start-Tragzeiten von 13/17 Tg.	überall intensivierte Verschränkung von Alt-Jungvogel
VIVIPARE BEUTLER-NESTHOCKER	VIVIPARE EUTHERIA-VORFAHREN	
	Erste Tragzeitverlängerung bis 16/21 Tg.	
	REZENTE EUTHERIA-NESTHOCKER	
	Zweite Tragzeitverlängerung	
	EUTHERIA-NESTFLÜCHTER	

neren Nesthockerstufe durch die rezenten Eutherien, ihr langsames Überschreiten und schliesslich die Ausbildung einer sekundären Nestflüchterstufe.

3. *Unterschiede zwischen Vögeln und Säugern*

Was bedeutet dieser Unterschied, das heisst der Wechsel vom Reptil-Nestflüchter zum Säuger-Nesthocker und hierauf zum Eutheria-Nestflüchter, während bei den Vögeln vom Reptil-Nestflüchter aus der Weg über die Vogel-Nestflüchter zur Nesthockerstufe erreicht wird?

Wir wissen, dass bei den Vögeln der Weg vom Nestflüchter zum Nesthocker eine stärkere Cerebralisation ermöglicht (PORTMANN 1951, 1966). Wieso führt bei den Säugern nicht ein entsprechender Wechsel der Ontogeneseform zu entsprechendem Ergebnis? Neben andern Gründen spielt der Erwerb der Viviparie eine entscheidende Rolle dafür, dass wegen der physiologischen Unmöglichkeit langer Anfangstragzeiten Nesthockerjunge zu Beginn und nicht auf der Höhe stärkerer Cerebralisation geboren werden mussten.

Allerdings sollten wir hier noch genauere Daten über die Entwicklungsdauer und den morphologischen Geburtszustand jener viviparen Reptilien mit echter Plazentation haben, die ausnahmslos Nestflüchterjunge zur Welt bringen, um beurteilen beziehungsweise ausschliessen zu können, ob ein Weg zu höherer Cerebralisation nicht auch auf diese Weise begangen werden könnte.

Die Unterschiede in der Sukzession der Ontogeneseformen: Nestflüchter-Nesthocker bei den Vögeln, Nesthocker-Nestflüchter bei den Säugern stellen sich aber als scheinbare heraus. Die Säuger verlassen den auf ähnliche Weise wie bei den Vögeln erreichten Nesthockerzustand als Überschreitung der Vogelsituation, und es gilt für sie bei Beachtung der im Unterschied zu den Vögeln rezent nicht mehr vorhandenen Vorfahrenstufen die Sukzession Nestflüchter-Nesthocker-Nestflüchter. Es entsprechen sich so Säuger- und Vogelnesthocker als Ergebnis einer analog durchlaufenen phylogenetischen Entwicklung (MÜLLER 1968 *b*), ein Faktum, das abgesehen vom übereinstimmenden gestaltlichen Geburtszustand wegen ähnlicher Hirnindices und Vermehrungszahlen weiterer Diskussion ruft.

II. ZUR ONTOGENESE DES SEKUNDÄREN KIEFERGELENKS BEI DEN SÄUGERN

1. MONOTREMEN

Über die Monotremen stehen für die praenatale Entwicklung besonders Studien an *Echidna* (GAUPP 1904), für die nachgeburtliche Differenzierung solche an *Ornithorhynchus* zur Verfügung.

Echidna schlüpft in ähnlicher Gesamtorganisation aus dem Ei wie die Beutler geboren werden (MÜLLER 1968 *b*). Als Kiefergelenk ist lediglich das Quadrato-Articulare-Gelenk ohne Spalte ausgebildet (Tafel 1).

SEMON (1894) berichtet, dass die *Echidna*-Jungen die von der Mutter in den Beutel sezernierte Milch auflecken. Wie die Kiefer sich dabei verhalten, ist unbekannt. Doch fällt in Abbildung 4 die sehr kleine Mundspalte auf, die auch hier ein ausgiebiges Öffnen und Schliessen des Mauls und damit eine Kieferbewegung verhindern dürfte. Über die in unterirdischen Nestern geschlüpften *Ornithorhynchus*-Jungen ist noch weniger bekannt. Nach BURREL (zit. n. GRASSÉ 1955) trinken diese Neonaten während der ersten Woche überhaupt noch nicht, für *Echidna* werden vom Autor ähnliche Verhältnisse angenommen. Es ist damit für die erste Lebenszeit eine Schonung der sich entwickelnden Kiefergelenke anzunehmen. Die Lippen der *Ornithorhynchus*-Schlüpflinge sind kurz, der Schnabel fehlt noch.

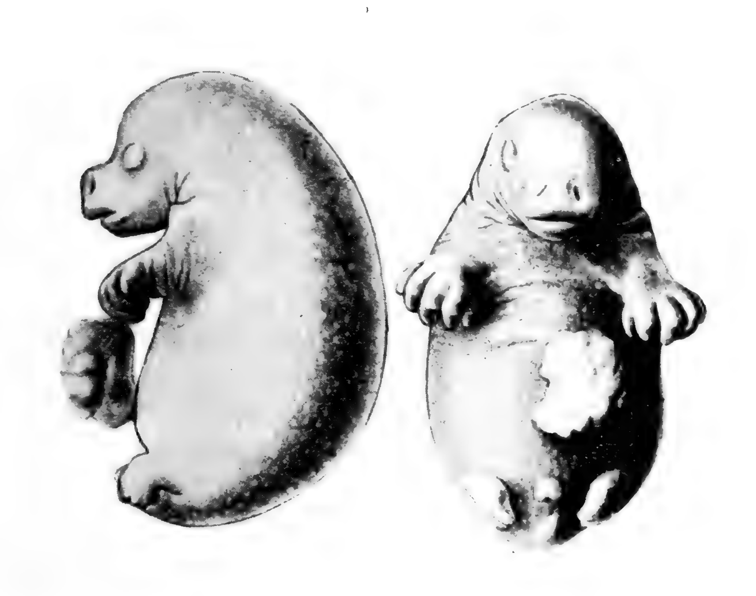


ABB. 4.

Echidna: Neonatus (Abb. aus SEMON 1894).
Die Monotremen haben beim Schlüpfen zwar keine verwachsenen Lippen, doch garantieren die sehr kleine Mundspalte und die während ungefähr einer Woche fehlende Nahrungsaufnahme eine Schonung des Kiefergelenks.

Das SKG wird für *Ornithorhynchus* von WATSON (1916) für ein Stadium von 1 bis 2 Monaten beschrieben. Die Ablösung des primären durch das sekundäre

KG findet relativ spät, nach WATSON nach 4 bis 5 Monaten statt. Gemäss den Längenangaben in FLEAY (1944) dürfte für das erste Stadium das Alter von einem, für das zweite ein solches von vier Monaten richtiger sein. Ich hatte Gelegenheit, die Ablösungsverhältnisse an einem undatierten *Echidna*jungen von 18 cm Totallänge (etwa Stadium 53 n. SEMON) nachzuprüfen *. Das ausgewachsene Beuteljunge, dessen Entwicklungszeit ab Kopulation 10 Wochen beträgt, misst nach SEMON (1894) 8 bis 9 cm. Unser Exemplar wurde 24 Tage vor seinem Tod das erstemal ausserhalb des Beutels gesehen und verliess diesen 10 Tage später endgültig, musste aber noch gesäugt werden. Das Articulare ist noch nicht selbständig. Der Meckelsche Knorpel bildet jedoch in seiner Verbindung zum Malleus nur noch eine dünne Spange; die Abtrennung dürfte also nahe bevorstehen. Eine Gelenkspalte im primären KG (Tafel 1) wird wahrscheinlich zeitlebens nicht ausgebildet, da nach DENKER (1897) Hammer und Amboss adult syndesmal verbunden sind.

In unserer Abbildung vom SKG sind folgende für die Monotremen charakteristische Besonderheiten zu sehen: das Squamosum ragt medial mit seinem ventralen Rand gesimsartig über das Dentale vor. Das Dentale ist ohne knorpelige Gleitfläche; Dentale und Squamosum grenzen mit dicken bindegewebigen Periostkappen an die im Unterschied zu den übrigen Säugern einfache Gelenkhöhle. Im Bindegewebe sind vereinzelte Knorpelzellen anzutreffen; adult haben sich nach LUBOSCH (zit. n. GAUPP 1904) die beiden Gelenklager in Faserknorpel differenziert. Von der Ausbildung der Periostkappe abgesehen, ist nach GAUPP (1904) schon bei einem jüngeren *Echidna*-Stadium (51, n. SEMON) eine analoge Gelenksituation festzustellen.

GAUPP (1911) vertritt die Auffassung, dieses einfach organisierte Gelenk vermittle eine Vorstellung davon, wie das SKG in seiner frühesten Form gestaltet gewesen sei.

Wir haben bereits darauf hingewiesen, dass bei *Ornithorhynchus* und nach diesen eigenen Befunden auch bei *Echidna* Malleus-Ablösung, Verlassen des Nestes beziehungsweise des Beutels und Laktationsende nahe beinander liegende Ereignisse darstellen.

2. MARSUPIALIA

Die S.377 beschriebenen Verhältnisse der Beutler-Neonaten sind ähnlich jenen der Monotremen sowie jenen der Eutheria-Embryonalstadien, die wir als Neugeborene der Eutheria-Vorformen identifizieren (MÜLLER 1968 *a*): sie besitzen lediglich ein primäres KG (Abb. 5*a*) ohne Gelenkspalte, ohne Goniale und Tympanicum. Das SKG wird während der frühesten Beutelperiode gebildet, so dass

---

* Wir verdanken dies kostbare Material der Freundlichkeit von Zoodirektor Herrn Dr. E. Lang, Basel.

damit ein Stadium erreicht wird, das jenem der Eutheria-Nesthocker mit primärem und sekundärem KG entspricht.

In Tafel 3 wird das SKG mit Discus articularis und doppelter Gelenkhöhle gezeigt. Im caudaler liegenden primären KG (Tafel 4) ist zwischen Malleus und Incus noch keine Gelenkspalte ausgebildet.

Auch im Beuteljungen *(Macropus griseus)* von 83 Tagen, bei dem die Gehörelemente bereits stark verknöchert sind und der Malleus eben abgegliedert worden ist, findet sich zwischen Malleus und Incus keine Gelenkhöhle. Wir stossen damit auf einen wichtigen Sachverhalt. Wenn wir zum primären KG den ganzen Meckelschen Knorpel, nicht nur sein zuerst verknöchertes Ende (Articulare) rechnen, können wir von primärem KG nur solange sprechen als der Malleus noch mit der Cartilago meckeli in Kontinuität steht. In diesem Falle wird bei unserm Beutler das primäre KG nicht mehr vollständig ausgebildet, denn die Gelenkspalte zwischen Malleus und Incus ist nicht mehr dem ursprünglichen primären KG zugeordnet. Für die Eutherien werden wir übereinstimmende Verhältnisse antreffen.

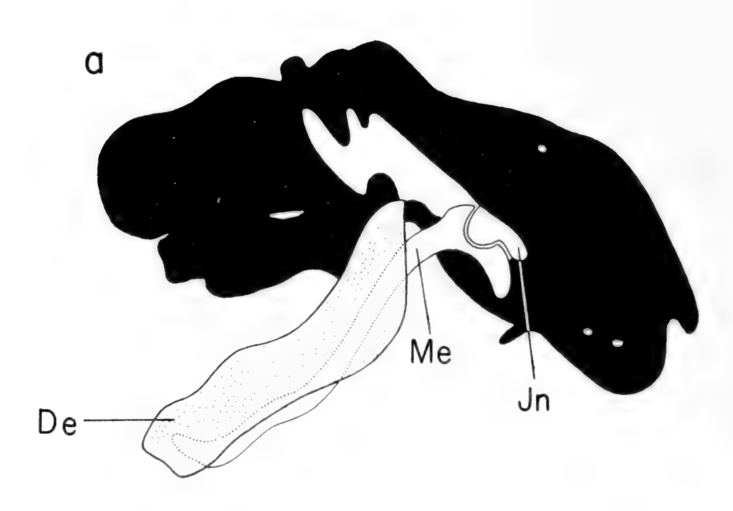
Die Ablösung des primären durch das sekundäre KG anlässlich der Trennung von Articulare und Meckelschem Knorpel erfolgt noch in der ersten Halbzeit der Postnatalentwicklung.

Dass eine Kieferbewegung durch die Lippenverwachsung verunmöglicht wird, haben wir bereits erwähnt und auf den wichtigen Umstand hingewiesen, dass die Stillegung der Kiefer bis zur Verselbständigung des Articulare bestehenbleibt. Wir schliessen daraus, dass der Funktionsbeginn des SKG mit der Ablösung des Malleus zusammenfällt.

3. Eutheria-Nesthocker

Die Eutheria-Nesthocker unterscheiden sich von Monotremen- und Beutler-Neonaten darin, dass neben dem primären KG ohne Gelenkspalte (Tafel 6) bereits das sekundäre (Tafel 7-8) mit Discus articularis und doppelter Gelenkhöhle ausgebildet ist. Es liegt also keine reine Rekapitulation früherer, das heisst reptiliatypischer Zustände vor, müsste doch sonst die Gelenkspalte des primären früher als jene des sekundären KG ausgebildet sein. Den Grund hierfür haben wir S.389 aufgezeigt.

Eine funktionelle Interpretation dieser Geburtssituation wird infolge der grundsätzlich gleich verlaufenden Ontogenese der Beutler (Müller 1967, 1968 *b*) ermöglicht, da wir ja in der 8 Tage alten *Didelphis* und im 30/46 Tage alten *Macropus griseus* Stadien vor uns haben, welche dieser Organisationsstufe entsprechen. Die Freigabe der Lippen erst im Moment der Malleusablösung bei den Beutlern legt die Vermutung nahe, dass trotz mangelnden Lippenverschlusses bei



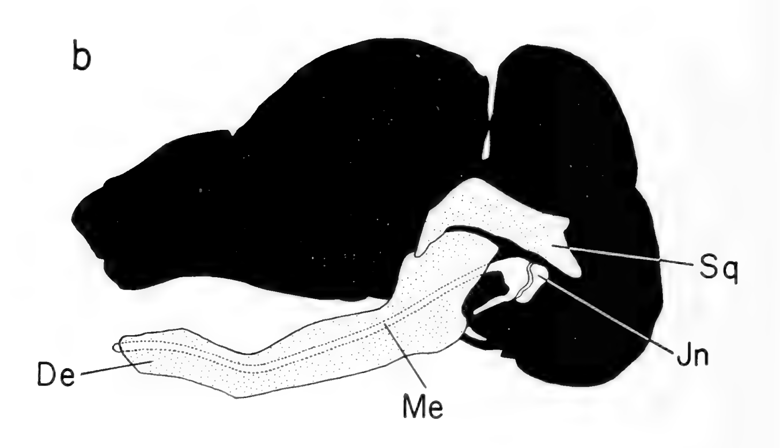
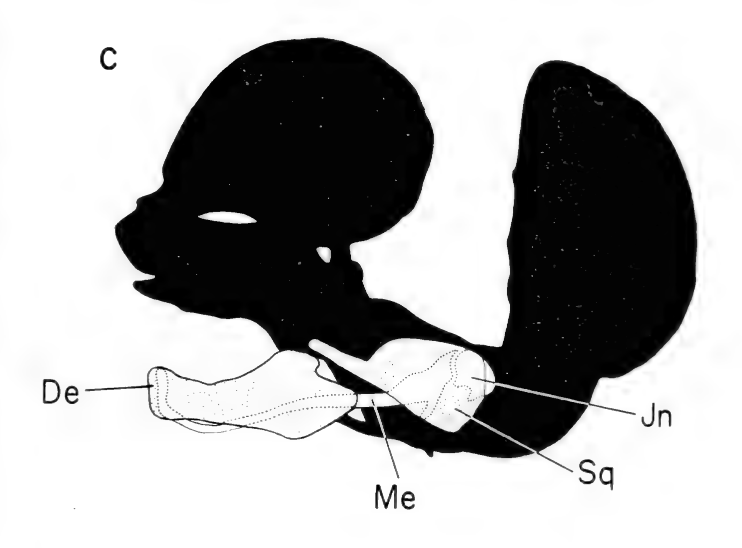
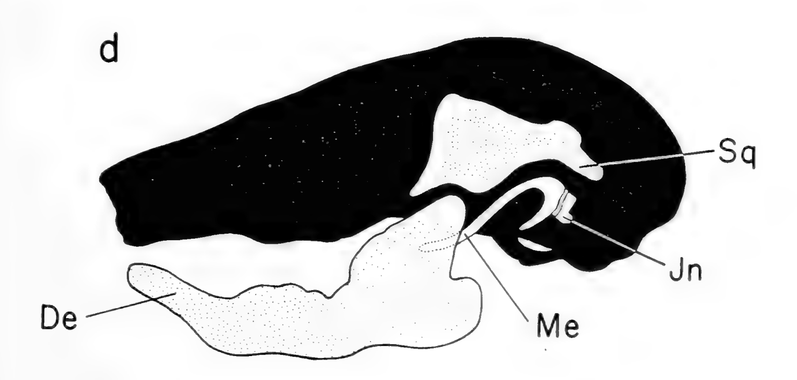


Abb. 5.

Ontogenese des primären und sekundären KG.

Der Beutler (*Perameles*, a, Abb. n. Esdaile 1916) besitzt bei der Geburt einzig das primäre KG, *Echidna* weist eine analoge Geburtssituation auf. Bei den Eutheria-Nesthocker-Neonaten sind primäres und sekundäres KG vorhanden. Die Nestflüchter, zum Beispiel *Lepus* (b, n. de Beer 1937) macht dieses Stadium intrauterin durch. Dieselben Verhältnisse gelten für den Menschen (c, Gaupp 1906). Bei *Oryctolagus* (d, n. Frick 1955), der unter den Nesthockern eine Übergangsform darstellt, ist der Meckelsche Knorpel unmittelbar vor der Geburt rostral rückgebildet, die Ablösung des Malleus steht nahe bevor.





ielen Eutheria-Neonaten auch hier das SKG noch funktionslos sei. Wir sind auf erartige Analogien deshalb angewiesen, da wir generell nicht wissen können, bei elchem morphologischen Ausbildungsgrad ein Gelenk funktionstüchtig wird. ass Gelenke zum Beispiel schon betätigt werden können, bevor Gelenkspalte und apsel vorhanden sind und bei erst vorknorpeliger Stufe der Skelettentwicklung rfahren wir bei der primitiven Marsupialierform *Dasyurus quoll*: sein Neonatus raucht die Vorderextremitäten zur Erreichung des mütterlichen Beutels wie die

übrigen Marsupialia-Neugeborenen, obwohl einzig die Gelenkhöhle für de Humerus ausgebildet ist. Im Falle des KG sind wir bei den Beutlern ebenfalls i der glücklichen Lage, die Situation nicht vom morphologischen Zustand he beurteilen zu müssen, sondern indirekt von der physiologisch als Blockierun wirkenden Lippenverwachsung auf seine Funktion schliessen zu können.

Etwas anders sind die Verhältnisse bei den Übergangsformen. Als solch bezeichnen wir jene Nesthocker, die zwar noch blind, jedoch behaart oder kur nach der Geburt mit Haarkleid versehen sind. Es gehören zu ihnen die Carnivore und *Oryctolagus*. Bei *Oryctolagus* steht nach FRICK und HECKMANN (1955) di Ablösung des Malleus beim Neonaten nahe bevor (Abb. 5d), die Zähne sin bei der Geburt durchgebrochen. Bei *Canis* und *Felis* ossifiziert der Malleus bereit in der 7./8. Embryonalwoche (DREWS 1934), sodass die Abtrennung bei de Geburt vollzogen sein dürfte. Wir sind daran, die Verhältnisse zu untersucher

4. EUTHERIA-NESTFLÜCHTER

Bei den Eutheria-Nestflüchtern wird der Malleus intrauterin abgelöst, di Tiere kommen also mit funktionsfähigem KG zur Welt, haben auch scho durchgebrochene Zähne, sodass eine Laktation wie erwähnt, nicht mehr not wendig wäre und im Falle von *Procavia* auch gar nicht mehr stattfindet. *Cavi* lässt sich nach READ (1912) schon nach 4 Tagen entwöhnen, die Tiere fressen abe bereits 18 Stunden nach der Geburt Heu. *Nutria* konnte in der Zoologische Anstalt Basel seinerzeit ohne Milch aufgezogen werden.

Unsere Tafel 9 von der Ohrregion des neugeborenen *Acomys cahirinus dimidiatu* zeigt, dass zwischen Malleus und Incus noch keine Gelenkspalte vorhanden ist. Wi finden auch hier den bei Beutlern und Eutheria-Nesthockern festgestellten Sachverhalt das ursprüngliche primäre KG wird bei gewissen Säugern überhaupt nicht mehr vol ständig ausgebildet.

5. ÜBERBLICK

Fassen wir die ontogenetischen Sachverhalte zusammen, so ergibt sich be den Säuger-Neonaten folgende Vielfalt von Kieferverhältnissen (Abb. 5):

nur primäres KG	Monotremata Marsupialia
primäres und sekundäres KG	Eutheria-Nesthocker
nur sekundäres KG	Eutheria-Nestflüchter

III. ZUR PHYLOGENESE DES SEKUNDÄREN KIEFERGELENKS

1. Zeugniswert der ontogenetischen Fakten

Man ist versucht, diese mit obiger Reihe gleichzeitig dargestellten von jeder Säugerform im Verlaufe ihrer Entwicklung durchlaufenen ontogenetischen Stufen phylogenetisch zu deuten. Das ist denn auch vielfach gemacht und das kontinuierlich ablaufende ontogenetische Geschehen als Beleg einer ebenfalls kontinuierlich vollzogenen phylogenetischen Entstehungsweise gedeutet worden. Es müssen hier besonders die sorgfältigen Arbeiten Edgeworths (1914, 1935) genannt werden, der die Ablösung des primären durch das sekundäre KG an einer Beutlerform *(Dasyurus)* unter Berücksichtigung der inserierenden Muskeln studiert hat. Der Autor unterscheidet primäre, am Chondrocranium ansetzende Muskeln von sekundären, die Knochen bedienenden, wobei aus den drei primären transitorischen Levatores mandibulae die definitiven Kaumuskeln sich entwickeln. Die das primäre KG bedienenden Muskeln der jüngsten Beutlerstadien sind nach dem Autor den Kieferlevatoren der Amphibien ähnlich. Sie sind von den Kiefermuskeln älterer Marsupialia-Stadien so verschieden, dass sie nach Edgeworth nicht bloss als Primordien der definitiven Muskeln angesehen werden können. Die ontogenetischen Beutlerstadien mit primärem KG werden vom Autor deshalb als Rekapitulanten der ersten phylogenetischen Stufe in der Säugerevolution interpretiert.

Der von Edgeworth eingeräumten Möglichkeit, diese bei *Dasyurus* beobachtete Entwicklungsreihe könnte eine phylogenetisch realisierte Sukzession darstellen, muss als wichtigster Einwand entgegengehalten werden, dass mit morphologischen Daten allein noch nichts über die Physiologie dieser Stadien ausgesagt wird, dass also mindestens unbekannt ist, ob die aufeinanderfolgenden Phasen, zum Beispiel jene mit doppeltem KG aber noch nicht abgelöstem Malleus funktionsfähig sind, wie dies für einen Beleg entsprechender phylogenetischer Stufen gefordert werden müsste. Wie wir bereits ausführten, gibt uns die merkwürdige Tatsache von der Lippenverwachsung der Beutler eben für dieses entscheidende Stadium mit der doppelten Gelenkung bei gleichzeitig definitiver Lage von Articulare und Incus in der präsumptiven Paukenhöhle eine negative Antwort: die Lippen sind verwachsen, eine Bewegung der Kiefer wird dadurch verhindert. Dieses von Edgeworth und andern Autoren nicht beachtete Faktum sagt nichts über den Funktionszustand diarthognather fossiler Formen mit der in Hinsicht auf Ontogenese und Phylogenese vereinfachenden Situation nebeneinanderliegender Kaugelenke aus, aber es schränkt die Zeugniskraft der bei den Beutlern als Modell für phylogenetische Kontinuität beschriebenen Gelenkentwicklung ein. Es kann wegen des Lippenverschlusses also auch nicht von einer Funktion

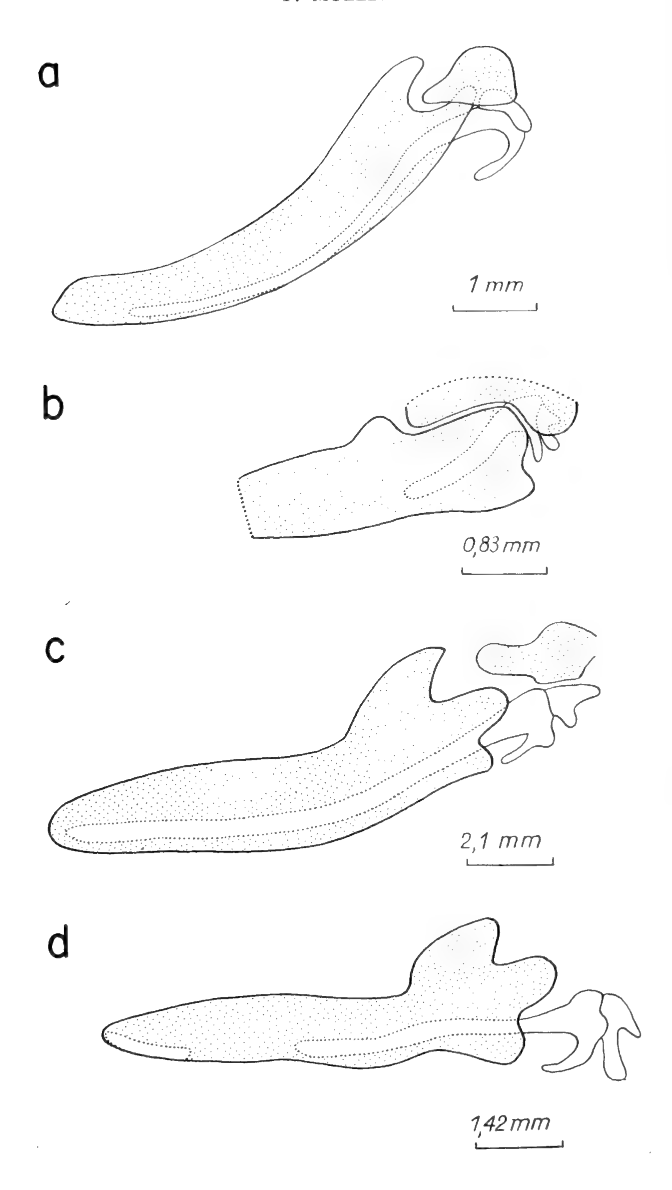


ABB. 6

Gegenseitige Lage von primärem und sekundärem KG.

Bei verschiedenen Säugern im Eutheria-Nesthocker-Stadium liegt das sekundäre immer rostral vom primären KG. Bei *Perameles* (a, GL 23 mm, KL 11 mm) und *Mesocricetus* (b, KL 11 mm) ist jedoch der rostrocaudale Abstand zwischen beiden Gelenken sehr klein. *Centetes* (c, GL 48 mm, KL 20 mm) und *Talpa* (d, GL 40 mm) weisen grössere Gelenkabstände auf.

des primären KG als „Kaugelenk" bei *Didelphis* gesprochen werden und nicht davon, dass die Beutler den Übergang von der Benützung des primären zu der des sekundären KG postnatal in der Funktionsperiode vollzögen, wie das in Anlehnung an EDGEWORTH von STARCK (1965) angenommen wird.

Wir haben ausserdem bereits darauf hingewiesen, dass eine Funktionsverschiebung im Sinne einer Verspätung für das primäre KG im Ontogeneseplan vorgesehen scheint dadurch, dass die Ossifikation von dessen Komponenten auf einen spätern Entwicklungszeitpunkt verschoben wird. Die Verknöcherung von Malleus und Incus und die Bildung der Gelenkspalte erfolgt dabei in vielen osteogenetisch belegten Fällen nach der Fertigstellung des SKG, das heisst nach dem Auftreten der doppelten Gelenkspalte*. Wie wir S.387 ausgeführt haben, kann die Gelenkspaltenbildung zwischen Malleus und Incus dabei dermassen verspätet sein, dass die Gelenkhöhle nicht mehr Element des reptilähnlichen primären KG, sondern Bestandteil der säugertypischen Gehörknöchelkette darstellt.

Wenn wir also die bei den Marsupialia und Eutheria-Nesthockern beobachtete Kontinuität in der Ontogenese nur mit den notwendigen Vorbehalten phylogenetisch interpretieren dürfen, gibt es statische ontogenetische Kriterien, die sicherere Aussagen über die Evolution des SKG erlauben. Folgende embryonale Merkmale beziehen sich auf die gegenseitige Lage von primärem und sekundärem KG und belegen eine Genese des Squamoso-Dentale- rostral vom Quadrato-Articulare-Gelenk; als indirekte Indizien sind darunter zu bewerten

— der Verlauf der Chorda tympani von der Aussenseite des primären KG an die Innenseite des Meckelschen Knorpels,

— die Lage des dritten Trigeminusastes vor dem primären KG der Nichtsäuger und hinter dem sekundären der Säuger,

— die Entstehung des SKG ausschliesslich im Gebiet der Trigeminus-Muskulatur;

1 mm

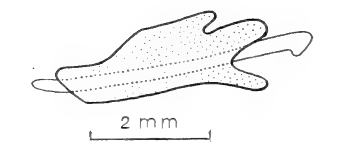


ABB. 7.

Gleichbleibende Lageverhältnisse der Kiefergelenke während der Ontogenese von *Mus*.

Der Proc. articularis des Dentale liegt in den drei dargestellten Stadien von 14/14½, 15 und 21 Embryonaltagen immer vor dem Articulare (nach GAUNT 1964).

* Ausnahme bei Cavia cobaya (S. 14).

als direkt zu beobachtende Zeugnisse, da bezüglich Lage der beiden Gelenke eine Rekapitulation gesichert erscheint, die schon lange dokumentierte, auch bei archaischen Formen immer rostrale Lage des SKG bei *Didelphis* (McCrady 1938), *Dasyurus* (Edgeworth 1914), *Ornithorhynchus* (Watson 1916) und anderen (Abb. 6), sowie die eindrücklich illustrierte, während der ganzen Ontogenese beibehaltene Situation bei *Mus*. (Abb. 7).

2. Die paläontologischen Zeugnisse

Einer kontinuierlichen KG-Entwicklung sprechen neben Embryologen auch Paläontologen das Wort, obwohl anderseits gerade von dieser zweiten Seite her die meisten Schwierigkeiten und Gründe gegen eine derartige Genese vorgebracht werden. Die meisten Diskussionen um die Evolution des SKG gehen darum, ob zwei Kaugelenke gleichzeitig zu funktionieren imstande seien und welches die dafür notwendige Lage der Gelenke zueinander gewesen sein musste. Während die eine Gruppe (Gaupp, Lubosch, Veit, Edgeworth zit. n. Starck 1967, Gaupp 1911) die Genese des Squamoso-Dentale-Gelenks rostral vom primären KG postuliert und gute ontogenetische Belege dafür in Anspruch nehmen kann, verteidigt die zweite (Boas, Bolk, Dabelow, Fuchs, Rabl, Stadtmüller, Versluys zit. n. Starck 1967) eine Lage des neuen Gelenks neben dem alten und hat dafür paläontologische Dokumente zur Verfügung. Vielleicht ist der Grund dieser Aufsplitterung in zwei Lager, welche beide für ihre Ansicht gute Belege haben, die Tatsache, dass der Beziehung des primären KG zum Hörapparat wenig oder gar nicht Rechnung getragen wird. Alle unsere ontogenetischen Zeugnisse stammen aber von Stadien, bei denen adult Articulare und Quadratum Hörelemente darstellen. Anderseits gehören die diarthognathen Dokumente zu Formen, bei denen der Stapes noch alleiniger Schallüberträger war. Der die zweite Gruppe vertretende Vanderbroek (1963) erinnert an derartige Funde aus dem obern Trias, die sicher von Vertretern mit zwei gleichzeitig funktionierenden Kiefergelenken stammen: von *Diarthognathus* und *Morganucodon*. Er ist überzeugt, dass bei diesen Formen, wie auch bei *Docodon*, die Aufnahme des primären KG ins Ohr noch nicht stattgefunden hat.

Das scheint aber aus zwei Gründen ein entscheidender Punkt zu sein:

1. Gerade dass bei diesen genannten Formen eine Aufnahme des Quadrato-Articulare-Gelenks ins Mittelohr nicht stattgefunden hat und fossile Funde bis heute nicht bekannt sind, die ein derartiges Stadium belegten, muss uns aufmerksam machen. Nicht als ob an der Gültigkeit der Reichertschen Theorie gezweifelt werden könnte, es steht hier lediglich die Kontinuität der Genese zur Diskussion.

Möglicherweise stellen eben diese diarthognathen Vertreter mit nebeneinanderliegenden Kiefergelenken überhaupt keine direkten Vorfahren, sondern

nur Glieder einer Reihe mit paralleler Evolution dar. Es lässt sich indessen auch die Hypothese vertreten, diese diarthognathen Formen, die zum Beispiel eines Lippenverschlusses noch kaum bedarfen (S.379) stünden in genealogischer Beziehung zu Säugerformen, bei denen der rostrocaudale Abstand zwischen sekundärem und primärem KG sehr gering ist und ein transitorischer Lippenverschluss nicht ausgebildet wird (Monotremen, *Mesocricetus*: Abb. 6).

2. Folgende theoretische Überlegungen im Zusammenhang mit der Physiologie des Hörens machen die Vorstellung von einer kontinuierlichen Entwicklung schwierig. Bei doppelter Artikulation, wie wir sie u.a. bei *Morganucodon* und *Diarthognathus* fossil belegt sehen, war der Stapes noch alleiniges Hörelement, ein gleichzeitiges Betätigen der beiden Gelenke konnte die akustische Funktion nicht beeinträchtigen. Betrachten wir theoretisch jedoch jene Verhältnisse als in der Phylogenese adult verwirklicht, wie sie uns beim neugeborenen Eutheria-Nesthocker begegnen: doppeltes Gelenk, Articulare-Quadratum dorsad verschoben und im späteren Mittelohr liegend, ergibt sich physiologisch folgende Situation: bei einer Kieferbewegung werden infolge der Lagebeziehung von Meckelschem Knorpel und Dentale primäres und sekundäres KG gleichzeitig beansprucht. Es erfolgt beim Kauen also eine Bewegung, die wegen der bereits realisierten definitiven Lage des Quadrato-Articulare-Gelenks zum Stapes auf diesen übertragen wird und dadurch eine Beeinträchtigung der Hörfunktion bedeutet. Embryonal verursacht diese Situation insofern keine Störung, als das primäre KG noch nicht funktionsreif ist: seine Gelenkspalte ist nicht ausgebildet, und die Myelinierung der Gehörnerven erfolgt später. Sogar wenn eine Übertragung mechanischer Impulse geschähe, würde doch der nervöse Empfangsapparat noch nicht funktionieren: akustische Reize könnten infolgedessen nicht zustande kommen.

Für *Didelphis* haben wir diesbezüglich genauere Angaben: das obenerwähnte Kieferstadium ist mit ca. 8 Tagen erreicht, die ersten Hörpotentiale treten mit 25/30 Tagen, unmittelbar vor der Malleusablösung, adulte Aktionspotentiale erst nach 78 Tagen auf, also kurz vor dem Verlassen des Beutels. Bei Ratte und Maus ist dieser Adultzustand mit 14 Tagen nach Ablösung des primären durch das sekundäre KG, beim Huhn im Schlüpfmoment erreicht.

Faktisch wird in der Ontogenese eine derartige Reizung durch den bereits beschriebenen Lippenverschluss bei den Beutlern und durch einen entsprechend schonenden Laktationsmodus bei Beutlern und Eutheria-Nesthockern verhindert.

Es kann hier nicht darum gehen, eine neue Theorie an die vielen alten anzureihen. Doch veranlassen uns die vor allem bei den Marsupialia verwirklichten und im folgenden zusammengefassten Verhältnisse zur Feststellung, dass mit dem Nachweis einer Funktionsmöglichkeit zweier neben- oder hintereinanderliegender

Kaugelenke das Problem einer kontinuierlichen Entwicklung des SKG nicht gelöst ist. Dass in den theoretischen Bemühungen um die Evolution des Mammalia-Gelenks die Frage nach der Neuentstehung der Gelenkung zwischen Stapes und Incus kaum berührt und jene nach der Genese des Säuger-Stapes aus dem zweiten Branchialbogen zu wenig beachtet wurde, muss als weitere bedauerliche Lücke bezeichnet werden.

3. Abschliessende Bemerkungen zur Phylogenese des SKG

In einer Diskussion um die kontinuierliche Entwicklung des SKG und die Abgliederung des phylogenetisch primären Kaugelenks zum Malleus-Incus-Gelenk des Mittelohrs müssen notwendig folgende ontogenetische Fakten berücksichtigt werden:

1. Die Ontogenese des primären und sekundären KG stellt keine reine Rekapitulation dar.

(Von einem ursprünglichen primären KG sprechen wir bei den Säugern solange, als das Articulare noch kontinuierlich mit dem Meckelschen Knorpel verbunden ist.)

a) Während bei den Reptilien zu dem Zeitpunkt, da die Occipitalia des Chondrocraniums verknöchert sind, das primäre KG bereits aus knöchernen Komponenten besteht, zwischen denen die Gelenkspalte ausgebildet ist, finden wir für den gleichen Entwicklungszustand des Säugercraniums ein primäres KG aus knorpeligen Teilen und ohne Gelenkspalte. Es hat also von den Reptilien zu den Säugern fortschreitend eine zeitliche Verschiebung der ontogenetischen Prozesse stattgefunden. Was wir nun in den Ontogenesen der Mammalia vorfinden, ist infolgedessen nicht mehr ein reptilienähnliches primäres KG, sondern ein Gelenk, das sich bereits in Richtung Säuger entwickelt hat. Das ursprüngliche primäre KG wird bei gewissen Mammalia überhaupt nicht mehr vollständig ausgebildet, da Gelenkspaltenbildung zwischen Malleus und Incus erst nach der Ablösung des Hammers erfolgt.

b) Die Situation der fossil frühesten Formen mit SKG, wo nach Crompton (1963) primäres und sekundäres Gelenk nebeneinander liegen und die gleiche Bewegungsachse haben, wird in der Ontogenese der rezenten Säuger nicht realisiert. Es sind uns bis heute nur Formen mit rostral vom primären liegendem sekundärem KG und höchstens Fälle mit besonders kleinem rostrocaudalem Abstand, bei *Perameles, Mesocricetus* und *Felis* zum Beispiel bekannt, wobei für eine Interpretation dieser Fälle die Abklärung noch zu leisten ist, ob *Mesocricetus* eine primitive Form mit ursprünglichen Tragzeitverhältnissen darstellt.

Man kann sich aber gerade wegen des Fehlens ontogenetischer Zeugnisse für ursprünglich nebeneinanderliegende KG fragen, ob diese fossil dokumentierten diarthognathen Säugerartigen direkte Ahnenformen der rezenten Mammalia oder vielleicht nur Glieder einer oder mehrerer Reihen mit Parallelevolution waren.

2. Wir finden in der Ontogenese der Beutler weder Stadien mit funktionierendem primärem, noch solche mit funktionierendem Doppelgelenk. Die Funktionsphase, angezeigt durch die Lösung des Lippenverschlusses, beginnt erst, nachdem der Malleus abgelöst, das primäre also vollständig durch das sekundäre KG ersetzt ist. Die bei den Marsupialia auftretende Korrelation von Lippenverschluss und KG- Genese ist für eine Diskussion und funktionelle Interpretation grundlegend.

3. Die Eutheria-Nesthocker kommen mit noch nicht abgelöstem primärem aber mit weitgehend ausgebildetem sekundärem KG zur Welt. Eine normale Funktion kann auch hier noch nicht beobachtet werden. Ein Laktationsmodus, der ohne Kieferbewegungen abzulaufen imstande ist, schont die Kiefer über das Stadium der Malleusablösung hinaus. Die Korrelation von Kiefergelenkentwicklung und Laktation spielt hier für eine Interpretation die gleiche Rolle wie Zuordnung von Kieferentwicklung und Lippenverschluss bei den Beutlern.

4. Eine Lippenverwachsung wird auch bei den Eutherien zur Zeit des Auftretens des primären KG unter anderen bei folgenden Fällen beobachtet: *Mus*, *Centetes*, *Erinaceus*, *Talpa*, *Felis*. Es ist anzunehmen, dass dieser Verschluss bei den andern Formen deshalb verlorengegangen ist, weil wegen verlängerter Entwicklungszeit die Kiefergelenke sich grossteils intrauterin entwickeln, eine afunktionelle Phase also dadurch garantiert ist, dass die Ernährung via Plazenta erfolgt.

Eine ähnliche zeitliche Verschiebung von morphologischen Prozessen, die dem Geburtsmoment zugeordnet sind, findet sich im Zusammenhang mit der Tragzeitverlängerung auch für die Differenzierung des Integuments. Das geburtstypische Periderm mit Stratum granulosum wird bei den rezenten Eutheria-Nesthockern nicht mehr schon auf den Zeitpunkt der phylogenetisch frühesten Geburtsmöglichkeit der Vorfahren ausgebildet (MÜLLER 1968 *a*); in gleicher Weise wird nach MARTIN (1963) auch das Integument der rezenten Eutheria-Nestflüchter nicht mehr schon im rekapitulierten Nesthocker Stadium geburtsbereit, sondern in Anpassung an die neue Geburtssituation erst später.

5. Bei den Eutheria-Vorformen jedoch, die sicher nach kürzerer Tragzeit als die rezenten Eutherien geboren wurden und auf deren frühe Geburt der Verschluss der Sinnesorgane, die Bildung des sekundären Gaumens und der funktions-

bereite Metanephros hinweisen, musste ganz wie bei den Marsupialia, das sich entwickelnde sekundäre KG durch eine gleichzeitig realisierte Lippenverwachsung stillgelegt werden.

IV. DISKUSSION

Unsere Studie zur Ontogenese und Phylogenese des SKG bringt insofern neue Aufschlüsse für die Stammesgeschichte der Säuger, als versucht wurde, die Genese des Squamoso-Dentale-Gelenks in einem grösseren Zusammenhang zu sehen. Die Korrelation von Lippenverschluss, Laktation und Kieferevolution vorab bei den Beutlern und jene von Laktation und Kieferentwicklung bei Monotremen und Eutherien vermittelt einerseits ein funktionelles Verständnis der Situation, das mit morphologischen Anhaltspunkten allein nicht zu leisten ist; anderseits aber wird die Sonderstellung der Kiefergenese im Zusammenhang mit der Evolution der Ontogeneseformen im Übergangsfeld von Reptilnestflüchtern zu Säugernesthockern durch einen Vergleich mit der Phylogenese der Vögel erst recht betont. Die Konfrontation mit den Vögeln weist ausserdem sehr deutlich auf, dass bei gleicher Ausgangslage trotz der Unterschiede in der Kiefergelenkung der ovipare Nesthockerzustand in beiden Gruppen auf ähnliche Weise erreicht wird. Die Tatsache, dass die Komplizierung dieser Evolution durch ein SKG die Säuger-Vorformen nicht daran hinderte, das von den Vögeln auf direkterem Wege erreichte Ziel auch zu gewinnen, hebt die Bedeutung der Ontogeneseform für eine Charakterisierung der Säuger gegenüber den Reptilia-Vorfahren hervor; was die Säuger von den Reptilien des Übergangsfeldes sondert, ist weder der Besitz der Laktation noch der eines SKG, sondern vor allem die Ausbildung der Nesthocker-Ontogeneseform.

Es scheint uns zur Zeit kaum möglich, hinsichtlich der Entstehung des SKG eine klare finalistische Ansicht zu äussern, das heisst die Bedeutung einer solchen Neuerung genauer zu bezeichnen. Immerhin könnten die in der vorliegenden Studie dargestellten Tatsachen für eine kommende theoretische Erörterung des Problems die nachfolgenden Gesichtspunkte ergeben:

1. Die Neugeborenen der rezenten Säuger kommen bezüglich der Entwicklung des SKG in verschiedenen Entwicklungsphasen zur Welt (Tab. V): während die Neonaten der Monotremen und Marsupialia lediglich ein primäres KG ohne Gelenkspalte haben, sind die Eutheria-Nesthocker-Neonaten im Besitz sowohl eines primären KG ohne Gelenkspalte wie eines sekundären mit Discus articularis und doppelter Gelenkhöhle, während bei den neugeborenen Nestflüchtern das primäre durch das sekundäre KG abgelöst ist.

2. Die bei den Neonaten verschiedener Säugergruppen verwirklichten Zustände der Kiefergenese stellen keine phylogenetische Reihe dar in dem Sinne,

ADULT	*mit primärem KG*	*mit primärem und sekundärem KG*	*mit sekundärem KG*	*mit sekundärem KG*	*mit sekundärem KG*	*sekundäres KG*	*sekundäres KG*
SCHLÜPF- und GEBURTSZUSTAND	MIT FUNKTIONIERENDEM PRIMÄREM KG	MIT AFUNKTIONELLEM PRIMÄREM KG	MIT AFUNKTIONELLEM PRIMÄREM KG	MIT AFUNKTIONELLEM PRIMÄREM KG	MIT AFUNKTIONELLEM PRIMÄREM UND SEK. KG	MALLEUS ABGELÖST	MIT FUNKTIONIERENDEM SEKUNDÄREM KG
	REPTILIA	VOR-SÄUGER	MONOTREMEN	MARSUPIALIA	PRIMITIVE EUTHERIA	EVOLUIERTE EUTHERIA	HOCH EVOLUIERTE EUTHERIA
ONTOGENESEFORM	Nestflüchter	Nestflüchter	ovipare Nesthocker	vivipare Nesthocker	Nesthocker	Übergangsformen	Nestflüchter
ENTWICKL.-ZEIT		*Abkürzung der Entwicklungszeit*			*Verlängerung der Tragzeit*		

dass die Marsupialia und Monotremen mit nur primärem KG etwa die Reptilstufe, die Eutheria-Nesthocker mit primärem und sekundärem KG eventuell diarthognathe Übergangsformen und die Eutheria-Nestflüchter schliesslich die Adultsituation der rezenten Eutheria repräsentieren würden. Das primäre KG der Beutler und mindestens während der ersten sieben postnatalen Tage auch jenes der Monotremen ist funktionslos; der doppelgelenkige Zustand der Eutheria-Nesthocker-Neonaten ist in Analogie zum gesicherten Faktum desselben Stadiums bei den Marsupialia mit grösster Wahrscheinlichkeit als afunktionell zu bezeichnen.

3. Das primäre KG, wenn verstanden als Meckelscher Knorpel (mit Articulare) — Quadratum = Incus, wird bei jenen Säugern nicht mehr vollständig ausgebildet, bei denen die Gelenkspalte zwischen Malleus und Incus erst nach der Verselbständigung des Malleus auftritt.

4. Als erste Vorbereitung für die Phylogenese des SKG muss die Ausbildung der Laktation angesehen werden; phylogenetisch später erfolgte die Ossifikations- und Reifungsverzögerung im primären KG; gleichzeitig mit der Verschiebung (wenn das SKG rostral vom primären entstand) oder leicht nachhinkend (wenn die beiden Kaugelenke nebeneinander lagen) geschah die Ausbildung des Lippenverschlusses.

5. Dass mit der Ossifikationsverzögerung im primären KG zugleich eine Reifeverschiebung erfolgte, schliessen wir vor allem aus dem Umstand, dass die Gelenkspalte zwischen Quadratum und Articulare während der Ossifikation des Malleus sich bildet. Wegen dieser Reifeverzögerung und der damit verbundenen afunktionellen Phase ist anzunehmen, dass bereits diarthognathe mesozoische Formen wie *Morganucodon* und *Diarthognathus* ihre Jungen säugen mussten. Ein Lippenverschluss war bei diesen Formen mit nebeneinanderliegenden KG noch nicht unbedingt erforderlich.

6. Ein Lippenverschluss wurde sicher notwendig vom Zeitpunkte an, wo das SKG rostral vom primären entstand. Der Verwachsungsprozess hatte die Bildung definitiver Wangen und die transitorische Stillegung der Kiefer zur Aufgabe.

7. Das Fehlen eines transitorischen Lippenverschlusses bei den Monotremen und sein Vorkommen bei Marsupialia und gewissen primitiven Eutherien spricht mit andern Argumenten für eine polyphyletische Genese der Säuger. Es ist die Hypothese denkbar, dass rezente Säuger ohne Lippenverschluss den fossilen Formen jenes Typus nahestehen, welche nebeneinanderliegende KG hatten und dass jene mit Verschluss auf Vorfahren zurückzuführen sind, bei denen das SKG von Anfang an rostral vom primären entstanden ist.

8. Wenn unsere Annahme einer physiologischen, nicht nur morphologischen Reifeverschiebung des primären KG richtig ist, dann muss während der Ontogenese nicht allein das sich später entwickelnde aber früher fertiggestellte sekundäre, sondern auch das primäre KG geschont werden. Das geschieht in den einzelnen Gruppen und zu verschiedenen Entwicklungszeiten unterschiedlich: bei den Monotremen durch fehlende Nahrungsaufnahme in der ersten Zeit, bei den Marsupialia durch Lippenverschluss und Pumpsaugen, bei den Eutheria-Vorformen durch Lippenverschluss und Pumpsaugen, bei den Eutheria-Nesthocker-Neonaten durch Pumpsaugen.

9. In Analogie zu den Verhältnissen bei den Marsupialia darf der Funktionsbeginn des SKG sicher auch bei den andern Säugern mit der vollendeten Abtrennung des Malleus angesetzt werden. In den untersuchten Fällen erfolgt diese kurze Zeit nach der Ossifikation dieses Elements.

10. Entsprechend der Korrelation von Laktation und KG-Genese dauert die Saugperiode bei den Monotremen bis zur Malleusablösung. Bei den Eutherien und Beutlern bestehen abgewandelte Verhältnisse, indem die Laktation die Ablösung des primären durch das sekundäre KG überdauert. Als abgewandelt ist auch die Situation der Eutheria-Nestflüchter zu bezeichnen, wo Laktation in den meisten Fällen trotz eines bereits intrauterin abgetrennten Malleus und trotz eines funktionsfähigen Gebisses noch stattfindet. Experimentelle Befunde weisen darauf hin, dass es sich in manchen Fällen um eine als Luxuslaktation bezeichenbare Einrichtung handeln könnte.

11. In den Auseinandersetzungen mit der Frage, ob die KG-Evolution kontinuierlich oder diskontinuierlich erfolgt sei, begnügen sich zum Nachweis einer Kontinuität viele Autoren mit dem Nachweis, dass bei adulten fossilen Formen zwei Kiefergelenke gleichzeitig funktionieren konnten. An die Ontogenese dieser diarthognathen Vertreter wird meist nicht gedacht. Die Beweisführungen für eine gleichzeitige und störungsfreie Funktionsmöglichkeit zweier Kaugelenke, welche also zugleich als Beweis für eine kontinuierliche Evolution des SKG geglaubt werden, sind weiterhin ungenügend durch den Umstand, dass die Funktion bei Formen mit rostral vom primären KG gelegenem Squamoso-Dentale-Gelenk kaum, die Beteiligung des Quadrato-Articulare-Gelenks am Hörvorgang selten berücksichtigt wird. Wir vermuten auf Grund ontogenetischer Verhältnisse, dass eine kontinuierliche KG-Genese nur solange denkbar ist, als der Stapes als alleiniges Hörelement dient. Sobald das Hören über die drei säugertypischen Gehörknöchel einsetzt und wir ontogenetische Stadien von der Organisation der Eutheria-Nesthocker-Neonaten als phylogenetisch definitives Übergangsstadium uns vorstellen müssen, entstehen für die Annahme einer kontinuierlichen Genese grösste Schwierigkeiten.

12. Neben den Hinweisen, welche der transitorische Lippenverschluss uns für eine Phylogenese des SKG gibt, ist die zeitliche Zuordnung der Korrelation Lippenverschluss-Kiefergenese zu den Sinnesverschlüssen stammesgeschichtlich höchst bedeutsam. Sie stellt die wichtigste und fast einzige Informationsquelle für eine Kenntnis der Ontogeneseformen im Übergangsfeld zwischen Reptilien und Säugern dar und ruft folgender phylogenetischer Rekonstruktion: die Säuger stammen von Reptil-Nestflüchtern ohne sekundäres KG und evoluieren über ovipare Nestflüchter mit Dentale-Squamosum-Gelenk zu oviparen Nesthockern. Sie durchlaufen diese erste Etappe, von den durch die Genese des SKG bewirkten Komplikationen abgesehen, wie die Vögel, überschreiten dann jedoch die durch die Vögel erreichte Evolutionsstufe und entwickeln sich zu einer sekundären Nestflüchterform.

13. Als Säuger sind im Verlaufe der Stammesgeschichte erst jene Formen mit Laktation und sekundärem KG zu klassieren, welche Junge vom Nesthockertypus ovipar oder vivipar zur Welt bringen.

Zusammenfassung

Durch diese Arbeit wird den vielen Diskussionen um die Evolution des SKG eine neue beigefügt. Wir glauben uns schon deshalb dazu berechtigt, weil wir das Problem in einem weiteren als rein morphologischen Zusammenhang zu sehen versuchten und weil tatsächlich diese Betrachtung zu neuen Ergebnissen geführt hat. An neuen Einsichten scheinen besonders die nachfolgenden grundlegend:

1. Die KG-Genese der rezenten Säugerformen stellt keine reine Rekapitulation dar. Ontogenetische Fakten dürfen deshalb nur mit der notwendigen Vorsicht für eine phylogenetische Interpretation verwendet werden.

2. Für eine funktionelle Interpretation der phylogenetischen und ontogenetischen Entwicklungsstadien sind die Korrelationen von Lippenverschluss und Kiefergenese sowie von Laktation und Kieferentwicklung entscheidend.

3. Als wichtigste phylogenetische Etappen wurden erkannt der Erwerb der Laktation, die Ossifikations- und in Relation damit die Reifeverschiebung des primären Kiefergelenks, der Lippenverschluss und endlich die Ausbildung des SKG.

4. Die Schonung der Kiefergelenke durch Laktation und Lippenverschluss betrifft während der postnatalen Entwicklung der primitiven Säuger das sekundäre und das primäre KG. Es ist das primäre KG nicht vor, sondern frühestens gleichzeitig mit dem SKG funktionsfähig. Diese Reifesukzession spielt für phylogenetische Argumentierungen eine wesentliche Rolle.

Résumé

L'évolution de l'articulation mandibulaire des mammifères a été maintes fois déjà l'objet de discussions. Nous espérons contribuer à élargir le débat en prenant en considération des données à la fois morphologiques et physiologiques.

1. L'ontogenèse des deux articulations quadrato-articulaire et squamoso-dentaire ne représente pas une simple récapitulation de la phylogenèse. Les données ontogénétiques ne peuvent donc être employées qu'avec prudence pour une interprétation phylogénétique.

2. Les corrélations entre la fusion des lèvres et la genèse de l'articulation secondaire d'une part, entre la lactation et l'origine de cette articulation d'autre part sont essentielles pour une interprétation fonctionnelle des faits morphologiques.

3. Les principales étapes dans l'évolution de l'articulation secondaire sont les suivantes: d'abord l'apparition de la lactation suivie d'un retard de l'ossification et de la maturité fonctionnelle de l'articulation primaire, puis la fusion des lèvres et enfin la formation de l'articulation squamoso-dentaire.

4. L'articulation primaire n'atteint pas sa maturité fonctionnelle avant, mais au plus tôt, en même temps que l'articulation secondaire. Cette succession est un fait important pour les interprétations phylogénétiques. La fusion des lèvres et la lactation procurent une période d'immobilité dans l'ontogenèse des deux articulations.

Summary

The evolution of the articulation of the lower jaw in mammals has frequently been the object of discussions. Our contribution tries to place the morphologic and phylogenetic facts in a larger context.

1. The development of the jaw articulations does not represent a true recapitulation. The ontogenetic facts may only with greatest caution be used as phylogenetic arguments.

2. The correlation between fusion of lips and development of the secondary articulation as well as the one between lactation and origin of the articulation are of great importance for a phylogenetic interpretation of morphologic facts.

3. The evolution of the secondary articulation has gone through the following stages: genesis of lactation, delay in ossifiying of the primary articulation and in relation a delayed maturation of them, fusion of lips and finally formation of the secondary articulation.

4. The primary articulation reaches functional maturity not before but at th earliest at the same time as the secondary articulation. This succession is essentia for phylogenetic argumentations. Fusion of lips and lactation provides a prolonge resting phase for the primary as well as the secondary articulation.

LITERATUR

BEER, G. R. de. 1937. *The development of the vertebrate skull.* Oxford.

BELLMER, E. H. 1963. *The time of embryonic fusion of the malleus and incus of the guine pig.* Amer. Midl. Nat. 69: 426-34.

BRESSLAU, E. 1912. *Entwicklung des Mammarapparates der Marsupialier.* Zoolog. Forsch reisen Austr. 4: 647-874.

BRINK, A. S. *Speculations on some advanced mammalian characteristics in the highe mammal-like reptiles.* Palaeontologia afric. 4: 77-95.

COLBERT, E. H. 1965. *Die Evolution der Wirbeltiere.* Stuttgart.

CROMPTON, A. W. 1963. *On the lower jaw of Diarthognathus and the origin of the mamma lian lower jaw.* Proc. zool. Soc. Lond. 140: 697-746.

DENKER, A. 1901. *Zur Anatomie des Gehörorgans der Monotremen.* Zool. Forsch. reiser Austr. 6: 635-662.

DREWS, M. 1934. *Über Ossifikationsvorgänge am Katzen- und Hundeschädel.* Morph Jb. 73: 185-237.

EDGEWORTH, F. H. 1914. *On the development and morphology of the mandibular an hyoid muscles of Mammals.* Quart. J. Micr. Sc. 59: 524-573.

— 1935. The cranial muscles of vertebrates. Cambridge.

ERDMANN, K. 1940. *Zur Entwicklungsgeschichte der Knochen im Schädel des Huhnes b zum Zeitpunkt des Ausschlüpfens aus dem Ei.* J. Morph. u. Oek. 36:

ESDAILE, P. C. 1916. *On the structure and development of the skull and laryngeal cartilag of Perameles with notes on the cranial nerves.* Phil. Trans. B. 207: 439-7

FLEAY, D. 1944. *We breed the Platypus.* Melbourne.

FREY, H. 1911. *Vergleichend- anatomische Studien über die Hammer-Amboss-Verbindun der Säuger.* Anat. H. 44: 365-454.

FRICK, H. und U. HECKMANN. 1955. *Ein Beitrag zur Morphogenese des Kaninchenschäde* Acta. anat. 24: 268-314.

FÜRBRINGER, M. 1904. *Zur Frage der Abstammung der Säugetiere.* Jena.

GAUNT, W. A. 1961. *The growth of the teeth and jaws in the golden hamster.* Acta anat. 4 301-27.

GAUPP, E. 1906. *Die Entwicklung des Kopfskelettes.* Hdb. d. vergl. u. exper. Entw. leh d. Wirbeltiere: 573-623.

— 1908. *Zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Morphologie des Schäde von Echidna aculeata var. typica.* Zool. Forsch. reisen Austr. 3: 481-53

— 1911. *Beiträge zur Kenntnis des Unterkiefers der Wirbeltiere. III. Das Problem d Entstehung eines sekundären Kiefergelenks bei den Säugern.* Anat. Anz. 3 609-66.

GRASSÉ, P. 1955 *a. Ordre des Monotrèmes.* Traité de Zool. 17: 93-185.

— *b. Ordres des Marsupiaux.* Traité de Zool. 17: 47-92.

HILL, J. P. and G. R. de BEER. 1950. *The development and structure of the egg-tooth a the caruncle in the Monotremes.* Trans. zool. Soc. Lond. 26: 503-44.

HILL, J. P. and W. C. O. HILL. 1955. *The growth stages of the pouch young of the native cat (Dasyurus viverrinus) together with observations on the anatomy of the newborn young.* Trans. zool. Soc. Lond. 28: 349-453.

HOWES and H. H. SWINNERTON. 1901. *On the development of the skeleton of the Tuatara, Sphenodon punctatus with remarks on the egg, on the hatching and on the hatched young.* Trans. zool. Soc. Lond. 16: 1-86.

KÜHNE, W. G. 1958. *Rhätische Triconodonten aus Giamorgan, ihre Stellung zwischen den Klassen Reptilia und Mammalia und ihre Bedeutung für die Reichertsche Theorie.* Paläont. 32: 197-235.

MCCLAIN, J. 1939. *The development of the auditory ossicles of the Opossum (Didelphis virginiana).* J. Morph. 64: 211-66.

MCCRADY, E. 1938. *The Embryology of the Opossum.* Amer. Anat. Mem. Nr. 16.

MARTIN, E. 1963. *Entwicklungszeiten des Zentralnervensystems von Nagern mit Nesthocker- und Nestflüchterontogenese (Cavia cobaya Schreb und Rattus norvegicus Exleben).* Rev. suisse Zool. 69: 617-727.

MOLLARET, H. H. 1962. *Naissance de damans en captivité.* Mammalia 26.

MÜLLER, F. 1967. *Zum Vergleich der Ontogenesen von Didelphis virginiana und Mesocricetus auratus.* Rev. suisse Zool. 74: 607-13.

— 1968 *a. Die transitorischen Verschlüsse der Beutler.* Acta anat. i. Druck.

— 1968 *b. Zur frühen Phylogenese der Säuger-Ontogenesen.* i. Druck.

PORTMANN, A. 1951. *Ontogenesetypus und Cerebralisation in der Evolution der Vögel und Säuger.* Rev. suisse Zool. 54: 427-34.

— 1962. *Cerebralisation und Ontogenese.* Mediz. Grundlagenforschung. Stuttgart.

— 1965. *Uber die Evolution der Tragzeit bei Säugetieren.* Rev. suisse Zool. 72; 658-66.

— *La cérébralisation des Mammifères.* Traité de Zool. 16. i. Druck.

PRECHTL, H. F. R. und W. SCHLEIDT. 1950/51. *Auslösende und steuernde Mechanismen des Saugaktes.* Z. vergl. Physiol. 32: 252-62. 33: 53-63.

READ, J. M. 1912. *Observations on the suckling period in the Guinea-Pig.* Univers. Cal. Publ. 9: 341-51.

SEMON, R. 1894. *Beobachtungen über die Lebensweise und die Fortpflanzung der Monotremen.* Zool. Forschreisen. Austr. 2: 3-15.

STARCK, D. 1959. *Ontogenie und Entwicklungsphysiologie der Sängetiere.* 9: 1-276. Hdb. d. Zool. Kükenthal, Berlin.

— 1965. *Embryologie.* Stuttgart.

— 1967. *Le crâne des Mammifères.* Traité de Zool. 16: 405-549.

STARCK, D. und H. FRICK. *Vom Reptil- zum Säugerschädel.* Zeitschr. f. Säuget. k. 28: 321-41.

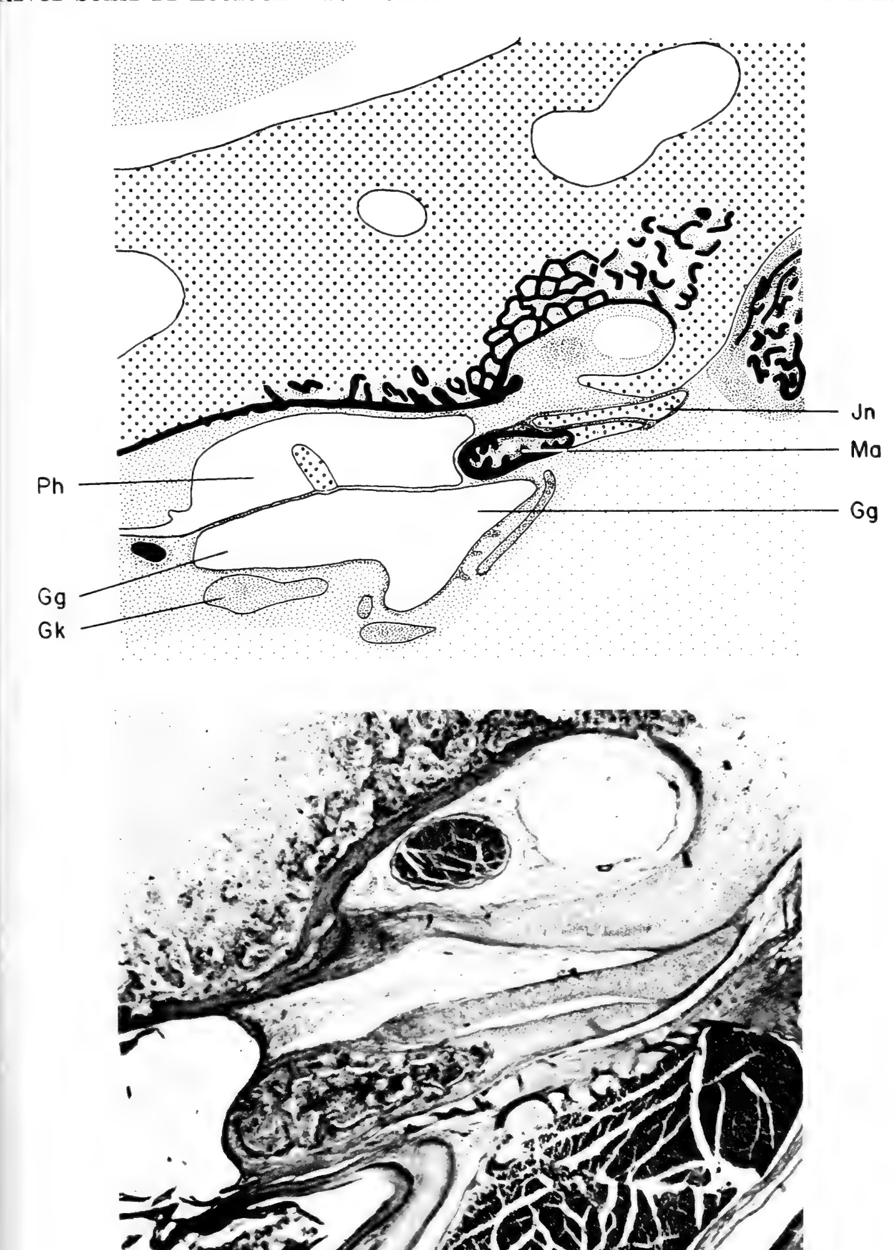
VANDERBROEK, G. 1963. *Recherches sur l'origine des Mammifères.* Ann. Soc. Roy Zool. Begl. 94: 117-160.

WATSON, D. M. S. 1916. *Monotreme skull.* Phil. Trans. R.S. 207: 311-74.

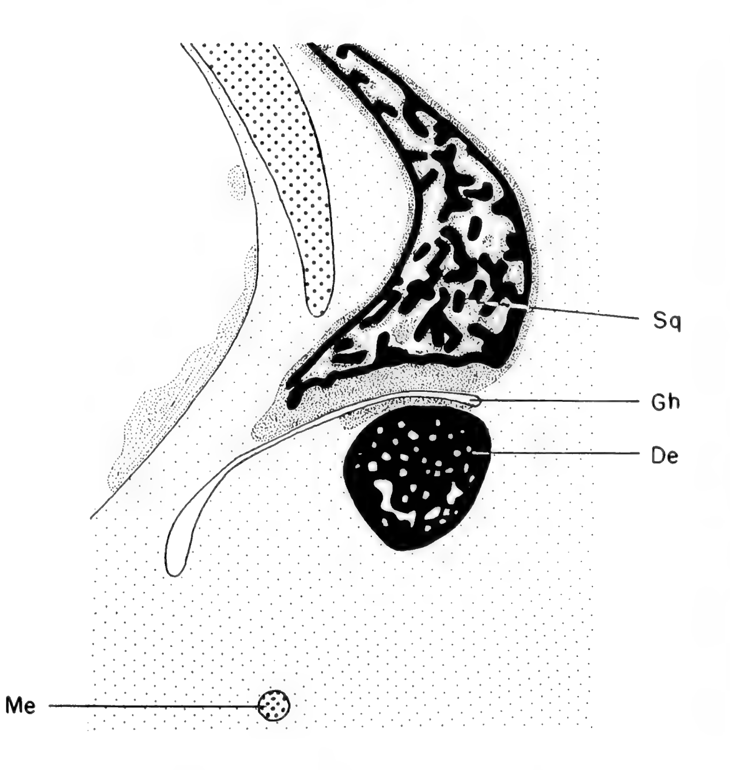
— 1953. *The evolution of the mammalian ear.* Evolut. 7: 159-177.

Verzeichnis der Abkürzungen

Da	Discus articularis	Ma	Malleus
De	Dentale	Me	Meckelscher Knorpel
Gg	Gehörgang	Mh	Mundhöhle
Gh	Gelenkhöhle	Ph	Paukenhöhle
Gk	Gehörgangknorpel	Sq	Squamosum
Go	Goniale	St	Stapes
Gp	Gehörgangplatte	Ty	Tympanicum
In	Incus	Zu	Zunge
Lv	Lippenverschluss		

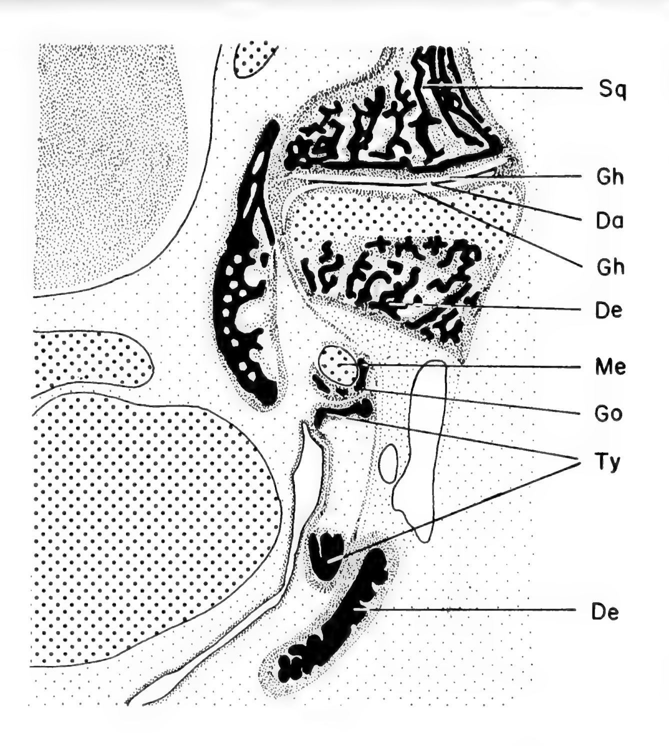


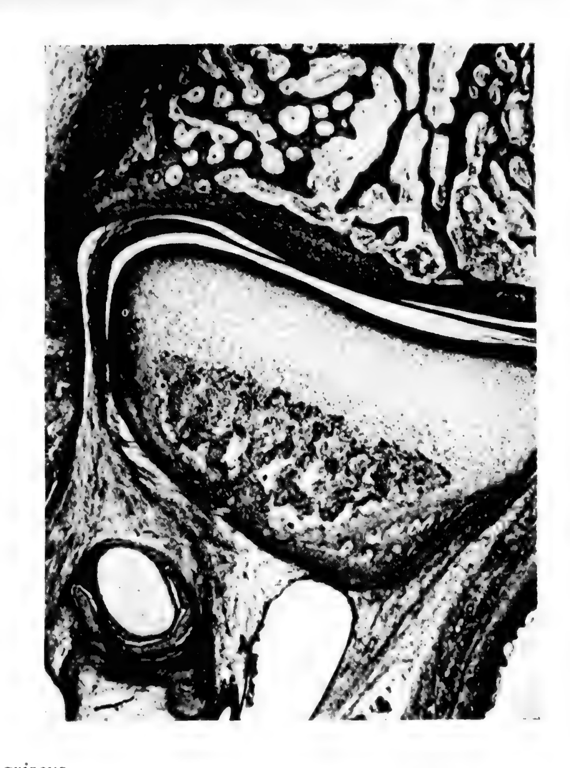
Primäres KG von *Echidna*.
Zwischen den Elementen des primären KG wird wahrscheinlich zeitlebens keine Gelenkspalte ausgebildet, da adult Malleus und Incus syndesmal verbunden sind.



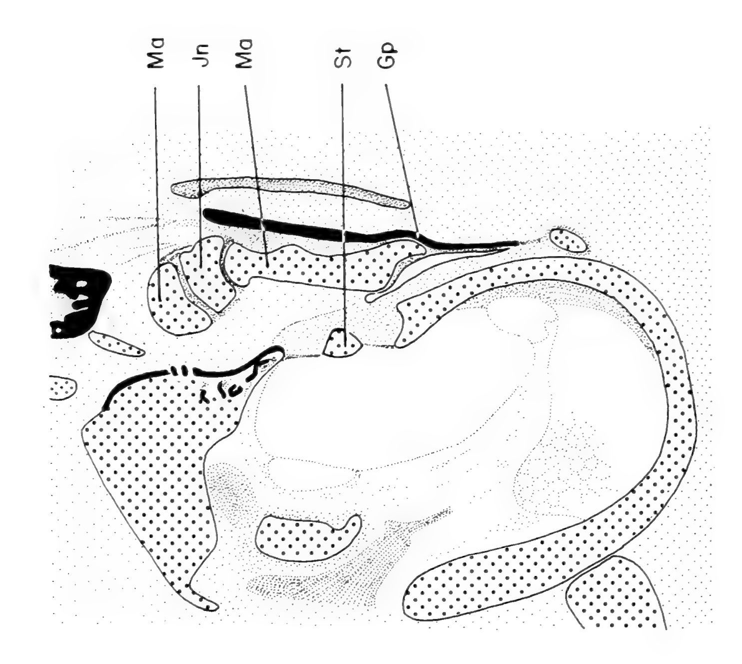
Sekundäres KG von *Echidna* (Stad. 53 n. Gaupp).

Das SKG der Monotremen unterscheidet sich von jenem der Marsupialia und Eutheria: es besitzt keinen Discus articularis und entsprechend eine einheitliche Gelenkhöhle; Dentale und Squamosum sind ohne knorpelige Gleitflächen. Ihre dicke Periostkappe wird im Verlaufe der weiteren Entwicklung durch Einlagerung von Knorpelzellen in Faserknorpel umgebaut.

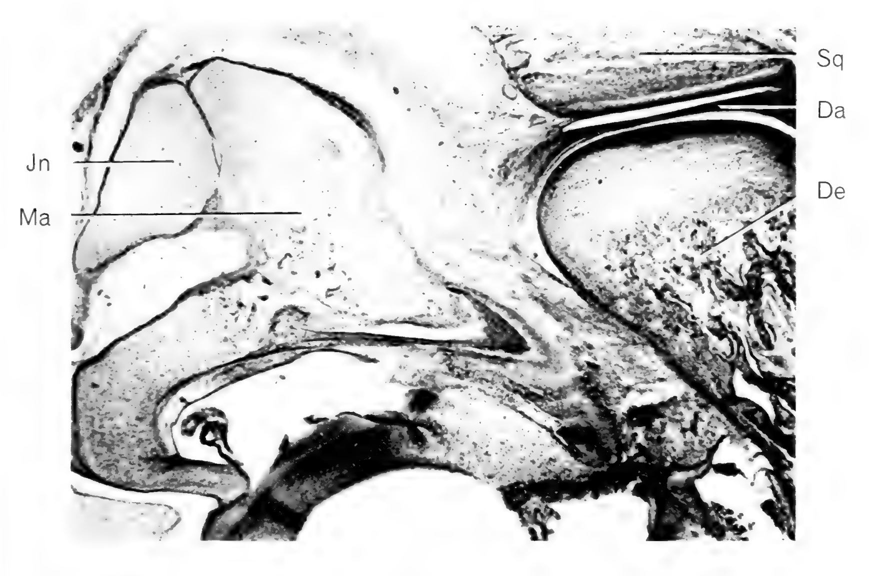




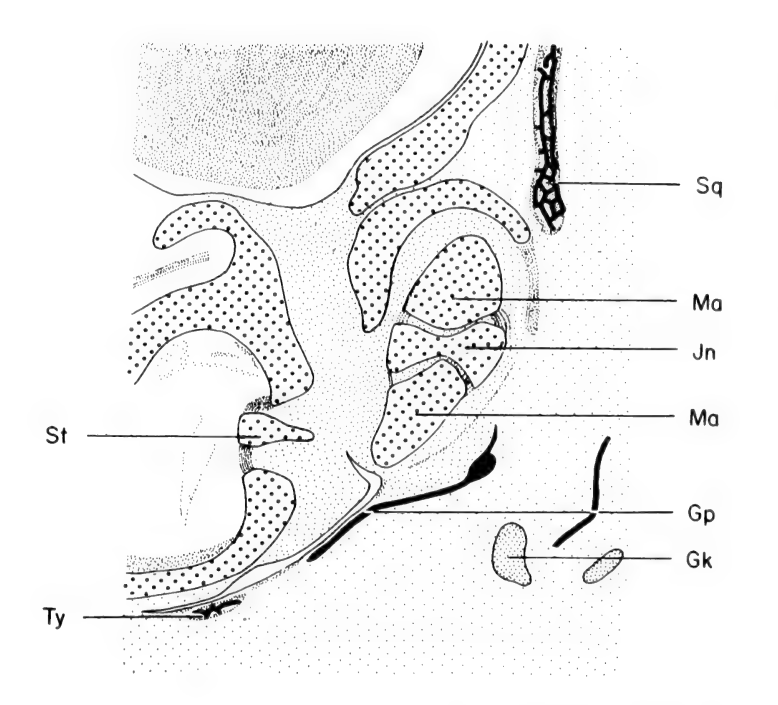
SKG von *Macropus griseus*
(30/40 Tg. etwa dem Eutheria-Nesthocker-Geburtsstadium entsprechend).
Ein Discus articulari gliedert den Raum in zwei Gelenkspalten, das Dentale ist mit knorpeligers Gleitfläche versehen.



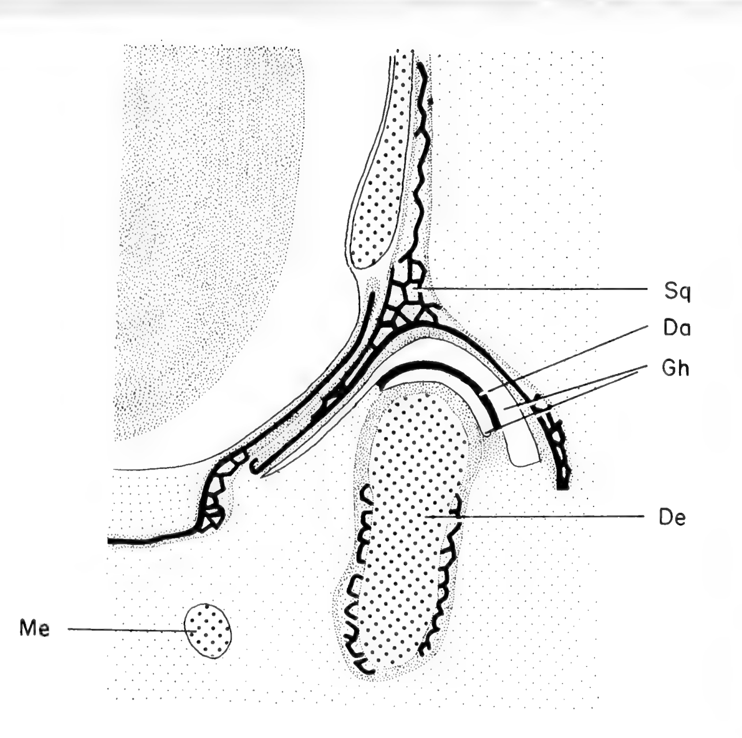
Primäres KG von *Macropus griseus* (30/40 Tg.). Zwischen dem noch nahezu vollständig knorpeligen Malleus und dem knorpeligen Incus ist noch keine Gelenkhöhle ausgebildet.



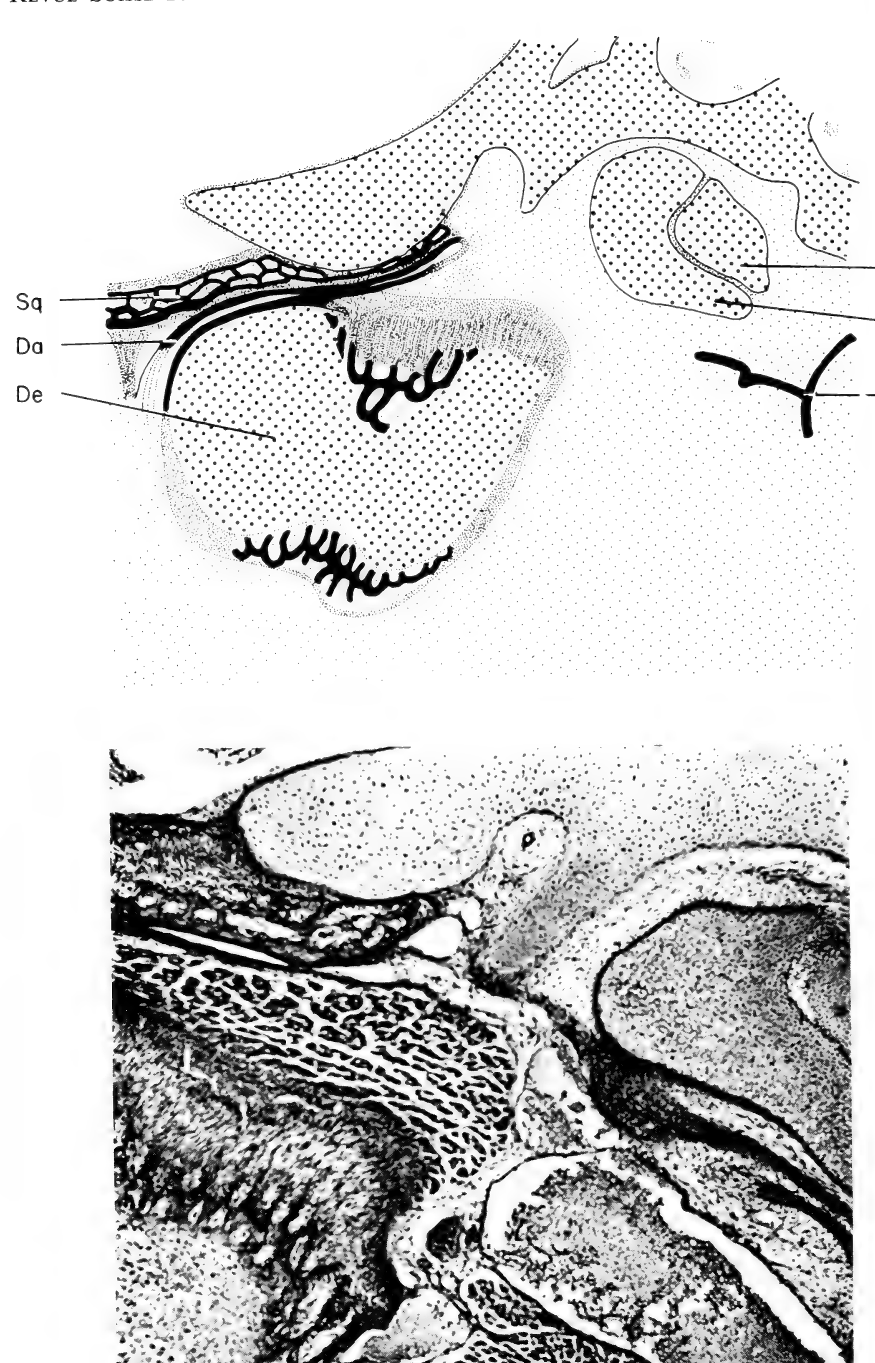
Im Sagittalschnitt tritt der unterschiedliche Ausbildungsgrad der beiden Gelenke von *Macropus griseus* besonders eindrücklich herovr.



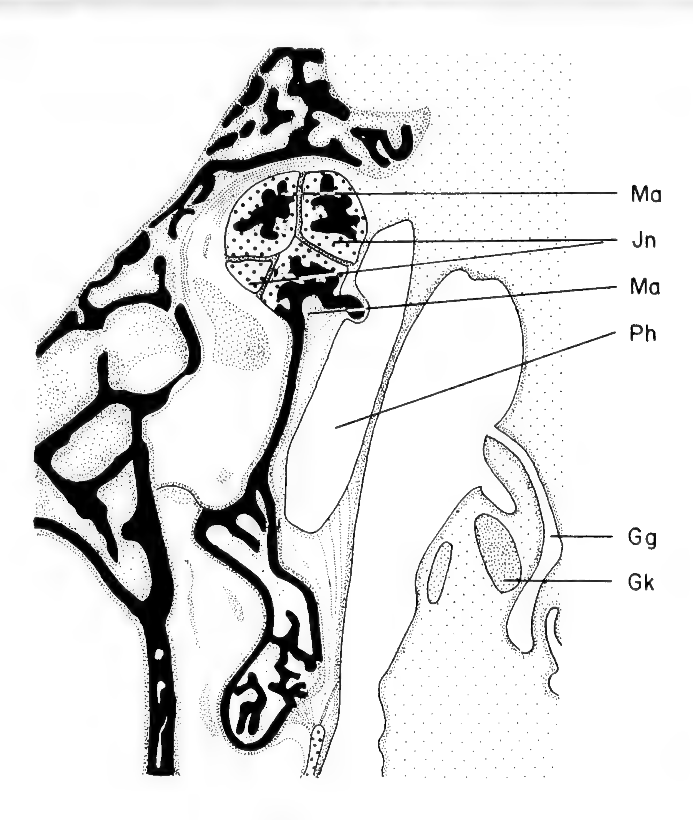
Primäres Kiefergelenk des neugeborenen Goldhamsters.
Zwischen Malleus und Incus ist noch keine Gelenkspalte ausgebildet.



Im SKG von *Mesocricetus auratus* wird durch den Discus articularis der Raum zwischen Squamosum und Dentale in eine doppelte Gelenkspalte gegliedert. Vom Dentale ist durch den Schnitt nur der mit knorpeliger Gleitfläche sowie mit Sekundärknorpel versehene Proc. articularis getroffen worden. Am Meckelschen Knorpel sind noch keine Rückbildungsprozesse festzustellen.



Der im Sagittalschnitt zu sehende Abstand zwischen dem rostralen SKG und dem caudaleren primären KG ist beim Hamster relativ klein (vergl. Abb. 6b). Der unterschiedliche Ausbildungsgrad von Dentale-Squamoso-Gelenk mit Discus articularis mit doppelter und des Quadrato-Articulare-Gelenks ohne Gelenkspalte ist auffällig.



Selbst beim Nestflüchter *Acomys* mit vom Meckelschen Knorpel abgetrenntem Malleus ist zwischen Malleus und Incus noch keine Gelenkspalte ausgebildet. Das ursprüngliche primäre KG wird nicht mehr vollständig ausgeformt.

Tome 75, nº 12 — Août 1968

Sur la présence de *Lepidodactylus lugubris* (DUMÉRIL & BIBRON, 1836) (*Reptilia, Gekkonidae*) en Equateur

par

Paul SCHAUENBERG
Muséum d'Histoire naturelle de Genève

Avec 1 figure dans le texte

Les 17 espèces du genre *Lepidodactylus* FITZ. sont propres aux territoires insulaires indo-australiens et pacifiques (WEHRMUTH, 1965; DAREVSKY, 1964). La majorité possède une aire géographique réduite, limitée le plus souvent à un archipel, voire à une seule île. Seul *L. lugubris* se trouve largement distribué. Ce gecko habite Ceylan, les îles Nicobar, les Andamanes, l'archipel indo-malais, les Philippines, la Nouvelle-Guinée, la Nouvelle-Calédonie, ainsi que de nombreuses îles polynésiennes, Tahiti, Palao, Amboine, les Nouvelles-Hébrides, les Fidji et les Hawaii. Il a été introduit en Nouvelle-Zélande. En Asie continentale, on l'a récolté en Birmanie et dans la péninsule de Malaisie.

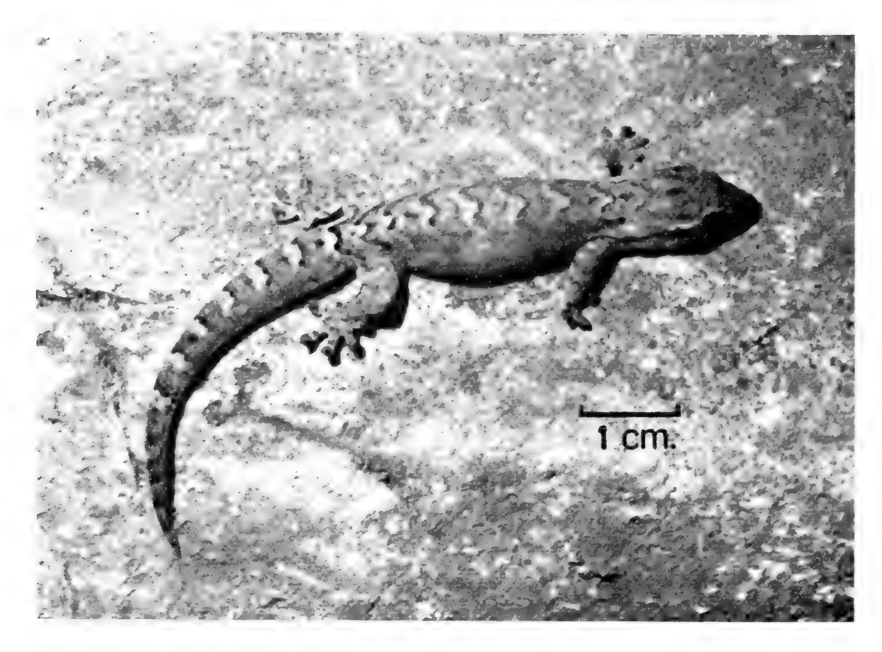
Cette espèce semble particulièrement prédisposée aux transports lointains. Au siècle dernier, *L. lugubris* a été trouvé à Rio de Janeiro, Brésil (GIRARD, 1858), et plus récemment à Panama. En effet, C. Grant a récolté un individu ♀ subadulte, long de 42 mm, à Fort Clayton, Zone du Canal, en 1958 (SMITH et GRANT, 1961).

Au cours d'une mission en Equateur (Projet nº 23, World Wildlife Fund), de septembre à décembre 1966, j'ai découvert *L. lugubris* dans ce pays. Dans sa liste, PETERS (1967) ne mentionne pas *Lepidodactylus* parmi les genres dont la présence semble probable en Equateur. Cet auteur attire toutefois l'attention sur le fait que nos connaissances actuelles sur l'herpétofaune équatorienne sont encore très fragmentaires.

J'ai observé cette espèce à Esmeraldas, ainsi qu'à Borbon, village riverain sur le rio Santiago (prov. d'Esmeraldas). Dans les deux localités, les geckos se tenaient contre les parois de planches des maisons et parfois sous l'auvent. La

nuit venue, ils chassent les petits insectes attirés par l'éclairage électrique. A Esmeraldas, j'en ai observé une vingtaine sur une véranda; à Borbon, une colonie de dix à treize individus se trouvait réunis contre une façade de six mètres carrés. A la moindre alerte, ces petits geckos très farouches se dissimulaient prestement dans les fentes du bois, pour reparaître quelques minutes plus tard.

Smith et Grant ont supposé l'existence de *L. lugubris* quelque part en Amérique Centrale ou en Amérique du Sud. Ces auteurs mentionnent un spécimen, trouvé au Wisconsin (USA) parmi des bananes expédiées d'Amérique latine, et conservé au Field Museum of Natural History de Chicago. Si la provenance du spécimen de Panama ne peut être établie, en raison du trafic maritime intense entre Hawaii — où l'espèce est indigène — et le continent américain, il est en revanche plausible d'admettre l'origine équatorienne du spécimen de Chicago. L'Equateur est actuellement le premier producteur de bananes du monde, et Esmeraldas se trouve être un port bananier, d'où partent chaque semaine de grandes quantités de fruits vers les Etats-Unis.



Lepidodactylus lugubris Dum. et Bibr. mâle adulte, Esmeraldas, Equateur.

Occupé dans la culture de la banane en Equateur, de 1949 à 1952, je n'ai jamais noté la présence de ce gecko dans la partie méridionale du pays (prov. de El Oro et Guayas). En raison du nombre considérable d'individus observés en 1966 dans deux localités fort éloignées l'une de l'autre, je suis enclin à douter

que l'existence de *L. lugubris* dans le Nord-Est de l'Equateur soit d'origine récente. Il serait intéressant de rechercher l'espèce dans la province côtière de Manabi, au sud d'Esmeraldas, où les récentes découvertes archéologiques de Manabi permettent de supposer l'existence de migrations humaines transpacifiques d'Ouest en Est, remontant à 3200 ans av. J.-C. (MEGGERS, B. J., 1966).

J'ai récolté huit individus adultes à Esmeraldas, le 9 novembre 1966, desquels 4 ♀♀ et 1 ♂ sont conservés au Muséum d'Histoire naturelle de Genève. Des trois spécimens rapportés vivants, deux se sont évadés sans avoir pu être récupérés; le dernier vit encore (26 février 1968). Cet individu mesure 83 mm de longueur totale.

Ainsi que j'ai pu l'observer dans la nature et sur mes spécimens captifs, *L. lugubris* peut modifier sa coloration dans une certaine mesure. Lorsque le gecko se trouve au repos, sa teinte de fond varie du jaune citron pâle au beige très clair. En phase d'activité à la lumière diurne, l'animal est brun ocre clair, plus foncé lorsqu'il est exposé au soleil. Sous l'effet de la frayeur, le gecko pâlit instantanément pour ne reprendre sa coloration brunâtre qu'après plusieurs minutes. J'ai également observé cette teinte jaune pâle lorsque l'animal se meut dans l'obscurité.

La voix de *L. lugubris* est faible, mais reste parfaitement audible à quelques mètres dans le silence de la nuit. Ces émissions sonores sont une rapide succession de coassements aigus et brefs. Il s'agit là vraisemblablement d'un moyen de communication acoustique. J'ai entendu chaque nuit les cris de ce gecko lorsque plusieurs individus se trouvaient rassemblés. Depuis la disparition de mes deux spécimens, le dernier pensionnaire solitaire est resté muet.

BIBLIOGRAPHIE

DAREVSKY, I. S. 1964. *Two new species of Gekkonid lizards from the Komodo Island in Lesser Sunda Archipelago.* Zool. Anz. 173: 169-174.

GIRARD, H. 1958. Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia, 1857: 197.

MEGGERS, B. J. 1966. *Ancient peoples and places:* Ecuador, 220 pp. Thames & Hudson, London.

PETERS, J. A. 1967. *The lizards of Ecuador, a check list and key.* Proc. U. S. Nat. Mus., 119, No. 3545: 1-49.

SMITH, H. M. and C. GRANT. 1961. *The mourning gecko in the Americas.* Herpetologica, 17: 68.

WEHRMUTH, H. 1965. *Liste der rezenten Amphibien und Reptilien: Gekkoniden, Pygopodidae, Xanthusidae.* Das Tierreich, Lief. 80, 264 p. Berlin.

Tome 75, n° 13 — Août 1968

Revision der Regenwurm-Sammlung des Naturhistorischen Museums von Genf

Von

Andràs ZICSI

Institut für Tiersystematik der L. Eötvös-Universität, Budapest

Noch immer ist die Zahl der fraglichen Regenwurm-Arten in der einschlägigen Lumbriciden-Literatur, die auf Grund von Autoren im vorigen Jahrhundert beschrieben wurde und heute wegen Mangel an Überprüfung mitgeführt werden muss, äusserst gross. Dieser Umstand veranlasste mich alte Sammlungen ausfindig zu machen um an Hand einer Überprüfung des vorleigenden Materiales diesen Fragen näher zu kommen, bzw. soweit möglich sie endgültig zu lösen. Durch das freundliche Entgegenkommen Herrn Dr. B. Hausers, Zoologisches Institut der Universität Innsbruck, dem an dieser Stelle mein aufrichtigster Dank gebührt, wurde mir bekannt, dass im Naturhistorischen Museum von Genf die Sammlung von E. de Ribaucourt vorliegt. Seiner Vermittlung zu Folge ist es mir durch die Direktion des Naturhistorischen Museums von Genf ermöglicht worden die Revision der Sammlung durchzuführen. Für einen Arbeitsplatz im Museum, sowie für die weitgehende Unterstützung meiner Arbeit spreche ich der Direktion des Naturhistorischen Museums, Genf sowie Herrn Dr. E. Binder, Sammlungsleiter auch an dieser Stelle meinen besten Dank aus.

In der Sammlung des Naturhistorischen Museums von Genf liegen etwas über 1000 geschlechtsreife Regenwürmer vor, die grösstenteils mit den Arten identisch sind, die DE RIBAUCOURT in seiner Arbeit 1896 veröffentlicht hat. Ausser diesen sind einige Aufsammlungen von K. BRETSCHER vorhanden, sowie einiges Material aus Italien. Originalbeschriftungen, sind soweit festgestellt werden konnte, nicht vorhanden, ebenso fehlt auch gänzlich die Bezeichnung der Typen. Aus den Literaturaufzeichnungen von de Ribaucourt liess sich jedoch, wo dies überhaupt nötig war, ein sicherer Nachweis der Typen in den meisten Fällen einwandfrei feststellen. Soweit es mir bekannt ist, wurde die Sammlung selbst nie einer Revision unterzogen, worauf übrigens auch das Fehlen von neueren Beschriftungen deutet. Eben deswegen fasse ich vorerst die in der Literatur

bekanntgewordenen Ansichten bezüglich der von de Ribaucourt beschriebene neuen Arten, Unterarten und Varietäten zusammen und gebe nachstehend di Ergebnisse meiner Revisionsarbeit bekannt.

In der bereits erwähnten Arbeit von DE RIBAUCOURT (1896) wurden 24 neu Arten, Unterarten und Varietäten beschrieben, es sind dies:

1. *Lumbricus Studeri* nov. sp.
2. *Lumbricus castaneus* v. *Perrieri* nov. var.
3. *Lumbricus castaneus* v. *Morelli* nov. var.
4. *Lumbricus Michaelseni* nov. sp.
5. *Allolobophora putris* s. *subrubicunda* v. *Helvetica* nov. var.
6. *Allolobophora octaedra* v. *Irregularis* nov. var.
7. *Allolobophora octaedra* v. *Liliputiana* nov. var.
8. *Allolobophora octaedra* v. *Alpinula* nov. var.
9. *Allolobophora Danieli Rosai* nov. sp.
10. *Allolobophora chlorotica* v. *Curiosa* nov. var.
11. *Allolobophora chlorotica* v. *Waldensis* nov. var.
12. *Allolobophora chlorotica* s. *Morgensis* nov. subsp.
13. *Allolobophora caliginosa* s. *Beddardi* nov. subsp.
14. *Allolobophora cyanea* s. *profuga* v. *Sylvestris* nov. var.
15. *Allolobophora cyanea* s. *Recta* nov. subsp.
16. *Allurus tetraedrus* v. *Bernensis* nov. var.
17. *Allurus tetraedrus* v. *Novis* nov. var.
18. *Allurus tetraedrus* s. *Infinitesimalis* nov. subsp.
19. *Allolobophora Tyrtaea* nov. sp.
20. *Allolobophora parva* s. *Udei* nov. subsp.
21. *Allolobophora Darwini* nov. sp.
22. *Allolobophora Nusbaumi* nov. sp.
23. *Allolobophora Claparedi* nov. sp.
24. *Allolobophora Sulfurica* nov. sp.

Von den angeführten Formen wurden in der Sammlung ausser *A. octaedra* v *irregularis*, *A. cyanea* subsp. *recta*, *A. tyrtaea* und *A. parva* subsp. *udei* all übrigen wiedergefunden, die erwähnten vier hingegen konnten nirgends ausfindi gemacht werden.

Auf Grund der Beschreibungen und Abbildungen führte MICHAELSEN (1900 in seinem für Systematik der Oligochaeten grundlegendem Bestimmungsbuc eine Revision der Ribaucourt'schen Arten durch und eliminierte den grösste Teil der neubeschriebenen Formen, so dass seither bloss 4 Arten als gut anerkann und in der Literatur weitergeführt wurden, es sind dies:

Octolasium rectum (A. cyanea subsp. *recta* Rib. 1896*)*
Helodrilus (H.) tyrtaeus (A. (Eophila) tyrtaea Rib. 1896*)*

Eisenia udei (A. parva subsp. *udei* Rib. 1896*)*
Eiseniella tetraedra v. *bernensis (Allurus tetraedrus* v. *bernensis* Rib. 1896*)*

Drei weitere Arten wurden von MICHAELSEN (1900) in „species incerti generis" gestellt und zwar:

A. nusbaumi Rib. 1896
A. claparedei Rib. 1896
A. sulfurica Rib. 1896

In der späteren Literatur werden in den Bestimmungsbüchern von PIGUET und BRETSCHER (1913), COGNETTI (1931) diese Feststellungen ohne jegliche Änderung bloss registriert, erst OMODEO (1956) greift wieder kritisch die Ribaucourt'schen Arten auf und zwar werden *Eisenia udei* unter der Bezeichnung *Allolobophora udei* Rib. 1896 und *A. (E.) tyrtaea* Rib. 1896 in seiner neuen Untergattung *Microeophila* als unsichere Arten betrachtet. Ich selbst bezweifelte in einer meiner letzten Arbeiten (ZICSI, 1968) die Stichhaltigkeit der Art *Octolasium rectum (A. cyanea* subsp. *rectum* Rib. 1896*)*. Die von Ribaucourt angeführten Merkmale stimmen bis auf die Zahl der Samentaschenpaare nämlich vollkommen mit *O. transpadanum* (Rosa) 1884 überein, so dass ich mich geäussert hatte sie als Synonym von *O. transpadanum* betrachten zu müssen. Obwohl diese Art (1 Exemplar ! Ribaucourt 1896 p. 69) in der Sammlung nicht vorliegt, konnte ich mich während der Revisionsarbeit davon überzeugen, dass de Ribaucourt die Regenwürmer nicht geöffnet hat, es ist also leicht möglich, dass er die Poren der Samentaschenöffnungen äusserlich übersehen hat. Dies unterstützt nun vollkommen meine Annahme sie als Synonym von *O. transpadanum* betrachten zu dürfen. Es ist natürlich bedauerlich, dass eben die von Omodeo und von mir in Frage gestellten Arten in der Sammlung nicht vorhanden waren und wir so diesen Arten gegenüber auch weiter in Ungewissheit bleiben müssen.

Mit der Revision von Michaelsen bezüglich der Ribaucourt'schen Arten stimmen meine Überprüfungen an dem Originalmaterial bis auf *A. chlorotica* v. *waldensis* und *A. chlorotica* s. *morgensis* gänzlich überein, so dass sie hiermit bestätigt werden können.

Auf Grund meiner Nachbestimmungen konnte festgestellt werden, dass *A. chlorotica* v. *waldensis*, *A. chlorotica* s. *morgensis* und die von MICHAELSEN (1900) in „species incerti generis" gestellte Art *A. nusbaumi* ein und derselben Form angehören und sich von der Stammform *A. chlorotica* (Sav.) 1826 durch eine kürzere Ausdehnung der Gürtelorgane (vom 30.—36. Segment)-vergl. auch Ribaucourt 1896 p. 47—48 — und durch das Vorhandensein von 4 Paar Samentaschen (gelegen im 7., 8., 9. und 10. Segment) mit deren Porenöffnungen in Intersegmentalfurchen 7/8, 8/9, 9/10 und 10/11 unterscheiden. Obwohl *A. chlorotica* f. typ. eine äusserst weitverbreitete Art ist, bin ich solchen beständigen

Abweichungen bei dieser Art an so zahlreichen Exemplaren (20 Stück) noch nicht begegnet. Da von der Varietät *waldensis* die meisten Exemplare vorlagen (10 Stück) wählte ich die Rückstellung dieser Varietät und betrachte die anderen beiden Formen, also *A. chlorotica* s. *morgensis* Rib. 1896 und *A. nusbaumi* Rib. 1896 als Synonym von *A. chlorotica* v. *waldensis* Rib. 1896. Eine ausführliche Neubeschreibung erfolgt bei der Aufzählung der revidierten Arten.

Als weiteres Ergebnis meiner Untersuchungen betrachte ich die Bestimmung der ebenfalls in „species incerti generis" gestellten Art *A. claparedei* Rib. 1896. Sie liess sich einwandfrei als *A. icterica* (Sav.) 1826 identifizieren und kann endgültig aus der Artenliste der Familie Lumbricidae gestrichen werden.

Weniger erfolgreich war die letzte noch umstrittene Art von Ribaucourt u. zw. *A. sulfurica*. Von ihr lag ebenfalls nur ein einziges, aber ganz erweichtes (vergl. auch Ribaucourt 1896 p. 86). Exemplar vor dem ausserdem auch noch die ersten 18—20 Segmente fehlten. Die etwas weit gepaarten Borsten am Hinterende des Körpers lassen auf eine Zugehörigkeit zur Gattung *Octolasium* schliessen.

An dieser Stelle sei erwähnt, dass mir durch das freundliche Entgegenkommen von Herrn Dr. C. Besuchet, Naturhistorisches Museum Genf, ermöglicht wurde, am Originalfundort von *A. sulfurica* und *O. rectum*, d. h. in Heustrich — in der Umgebung der Schwefelquellen — wo die Arten seinerzeit laut Aufzeichnungen von DE RIBAUCOURT (1896) erbeutet wurden, Sammlungen durchzuführen. Obwohl Originalfundort einwandfrei ausfindig gemacht werden konnte, liessen sich unter der reichen Ausbeute keine mit der Beschreibung von *A. sulfurica* bzw. *O. rectum* identifizierbaren Regenwürmer nachweisen.

Nachstehend werden die Ergebnisse der Revisionsarbeit angeführt, wobei ein neues Inventar der Sammlung aufgestellt wird. Vorausgehend wird der heute gültige Namen, nachstehend die mit Inventarnummern versehenen alten Bestimmungen angegeben.

Während meines Aufenthaltes in Genf übergab mir Sammlungsleiter Dr. C. Besuchet von der Insektenabteilung des Museums sämtliches aus seinen Boden- und Laubstreuproben stammendes Lumbriciden-Material, welches zusammen mit den eigenen Aufsammlungen in der Schweiz bestimmt und der Sammlung des Naturhistorischen Museums von Genf überlassen wurde. Die Ergebnisse dieser Bestimmungen werden ebenfalls angeführt.

Bei der Benennung der Arten verfolge ich die von POP (1941) vorgeschlagene Gattungseinteilung.

Lumbricus rubellus Hoffmeister, 1843

125. *L. castaneus* Dug. Envir. de Berne. 1 Expl. — 131. *L. meliboeus* Rosa, Crutt u. Engstlen. 1 Expl. — 138. *L. rubellus* Hoffm. Envir. de Berne, 21 Expl. — 139-140. *L, rubellus* Hoffm. Chasseral. 32 Expl. — 141. *L. rubellus* Hoffm. Berne, Coll. de Ribaucourt. 13 Expl. — 143. *L. rubellus* Hoffm. Formation du clitellum. Suisse. Coll. de

Ribaucourt. 10 Expl. — 144. *L. rubellus* Hoffm. Suisse, Coll. de Ribaucourt. 2 Expl. — 145. *L. rubellus* Hoffm. Frutt. 4 Expl. — 146. *L. rubellus* Hoffm. Chasseral. 3 Expl. — 189-190. Bad Heustrich, 5. XII. 1967. leg. C. Besuchet u. A. Zicsi. 31 Expl. — 231. Graubünden, Santa Maria Müstair, 2. VIII. 1966. leg. C. Besuchet. 1 Expl. — 233. Bern, Court, 29, IX. 1967. leg. C. Besuchet. 1 Expl. — 295. Genf, Vernier, 26. VII. 1963. leg. A. Comellini. 1 Expl.

Lumbricus castaneus (Savigny), 1826

124. *L. castaneus* Dug. Envir. de Berne. 10 Expl. — 126. *L. castaneus* Sav. Käferberg. 8 Expl. — 128. *L. castaneus* Dug. v. *Morelli* Rib. Morgins. 3 Expl. — 129. *L. castaneus* Dug. Morgins. 1 Expl. — 147. *L. castaneus* Dug. anomalie Berne. Coll. de Ribaucourt. 1 Expl. — 148. *L. castaneus* v. *perrieri* Rib. Bremgarten. 1 Expl. — 166. Bois d'Arve, croisement Troinex-Veyrier. 24. XI. 1967. leg. E. Binder u. A. Zicsi. 11 Expl. — 180. Genf, 27. XI. 1967. leg. A. Zicsi. 1 Expl. — 188. Bad Heustrich, 5. XII. 1967. leg. C. Besuchet u. A. Zicsi. 11 Expl. — 240. Waadt, Trélex, 9. V. 1962. leg. A. Comellini. 2 Expl. — 245. Waadt, Rossinière, 14. V. 1967. leg. C. Besuchet. 1 Expl. — 249. Waadt, Yverdon, 8. III. 1966. leg. C. Besuchet. 4 Expl. — 253. Waadt, Diablerets, 1200 m, 13. IX. 1964. leg. C. Besuchet. 4 Expl. — 255. Aargau, Koblenz, 30. IX. 1967. leg. C. Besuchet. 1 Expl. — 281. Genf, Meyrin, 18. III. 1964. leg. C. Besuchet. 2 Expl. — 285. Genf, Meyrin, 18. III. 1964. leg. C. Besuchet. 1 Expl. — 287. Genf, Vernier, 9. IV. 1964. leg. A. Comellini. 1 Expl. — 291. Genf, La London, 25. III. 1965. leg. A. Comellini. 4 Expl. — 296. Genf, Vernier, 26. VII. 1963. leg. A. Comellini. 1 Expl. — 297. Genf, Peney, III. 1966. leg. A. Comellini. 1 Expl. — 301. Genf, Peney, III. 1966. leg. A. Comellini. 2 Expl.

Frankreich. 209. Dt. Isère, Col de la Croix-Haute, 3. X. 1966. leg. C. Besuchet. 1 Expl. — 216. Haute-Savoie, Arthaz, 17. X. 1963. leg. A. Comellini. 1 Expl. — 223. Haute-Savoie, Le Môle, 1400 m, 13. V. 1964. leg. C. Besuchet. 2 Expl. — 229. Haute-Savoie, La Tour, 27. III. 1967. leg. A. Comellini. 1 Expl.

Lumbricus meliboeus Rosa, 1884

127. *L. castaneus* Sav. Käferberg. 1 Expl. — 130. *L. meliboeus* Rosa. Frutt u. Engstlen. 2 Expl. — 132. *L. meliboeus* Rosa. Italie. 1 Expl. — 149. *L. Michaelseni* Rib. Bremgarten. 5 Expl.

Bemerkung: Die unter Inv. No. 149 registrierten Exemplare unterscheiden sich insofern von der typischen Form, dass bei ihnen die männlichen Poren auch auf das 14. und 16. Segment übergehen.

Lumbricus terrestris L., 1758

16. A. (O.) *cyanea* Rosa s. *profuga* Rosa. Envir. de Berne. 1 Expl. — 133. *L. Studeri* Rib. Chasseral. 1 Expl. — 134. *L. herculeus* Rosa. Genève. 5 Expl. — 135. *L. herculeus* Rosa. Berne. Coll. de Ribaucourt. 6 Expl. — 136-137. *L. herculeus* Rosa. Heustrich. 9 Expl. — 142. *L. terrestris* L. Zürich. 1 Expl. — 162. *L. terrestris* L. Bois d'Arve, croise-

ment Troinex-Veyrier. 24. XI. 1967. leg. E. Binder u. A. Zicsi. 3 Expl. — 169. *L. terrestris* L. Vessy, champ à côté de la réserve. 24. XI. 1967. leg. E. Binder u. A. Zicsi. 1 Expl. — 173. *L. terrestris* L. Vessy, réserve. 24. XI. 1967. leg. E. Binder u. A. Zicsi. 1 Expl. — 187. Bad Heustrich, 5. XII. 1967. leg. C. Besuchet u. A. Zicsi. 6 Expl.

Eisenia eiseni (Levinsen), 1884

282. Genf, Chancy, 10. XI. 1963. leg. C. Besuchet. 2 Expl.

Eisenia foetida (Savigny), 1826

25. *A. foetida* Eisen. Clarens. 2 Expl. — 24. *A. foetida* Eisen. Italie. 1 Expl. — 26. *E. foetida* (Sav.) Ascona. Zürich, Coll. Bretscher. 6 Expl. — 300. Genf, Hermance, 13. XII. 1964. leg. C. Besuchet. 1 Expl.

Dendrobaena rubida (Savigny) 1826, f. typica

42. *A. chlorotica* Örley v. *waldensis* Rib. Morgins. 1 Expl. — 105. *D. octaedra* Sav. Frutt, 1899. Zürich, Coll. Bretscher. 1 Expl. — 109. *A. (D.) putris* Vejd. s. *arborea* Rosa. Morgins. 8 Expl. — 111. *A. putris* Vejd. s. *arborea* anomalie. Valais. Coll. de Ribaucourt. 6 Expl. — 113. *A. constricta* Rosa. Italie. 3 Expl. — 115. *A. constricta* Rosa. Valais. Coll. de Ribaucourt. 4 Expl. — 118. *D. rubida* Sav. Elm, 1890. Coll. Bretscher. 5 Expl. — 119. *A. putris* Vejd. s. *arborea* Rosa. Valais. Coll. de Ribaucourt. 2 Expl. — 121. *A. constricta* Rosa. Morgins. 2 Expl. — 232. Bern, Grindelwald, 13. V. 1967. leg. C. Besuchet. 1 Expl. — 235. Waadt, Gingins, 5. VI. 1963. leg. Régnier. 1 Expl. — 238. Waadt, Col du Mollendruz, 29. VIII. 1960. leg. A. Comellini, 1 Expl. — 239. Waadt, Trélex, 9. V. 1962. leg. Comellini. 1 Expl. — 241. Waadt, La Rippe, 10. XI. 1965. leg. A. Comellini. 1 Expl. — 242. Waadt, L'Etivaz, 29. IX. 1962. leg. C. Besuchet. 4 Expl. — 247. Waadt, Taveyannaz, 15. X. 1966. leg. C. Besuchet. 2 Expl. — 250. Waadt, Yverdon, 8. III. 1966. leg. A. Comellini. 1 Expl. — 251. Waadt, Diablerets, 1200 m, 13. IX. 1964. leg. C. Besuchet. 8 Expl. — 260. Wallis, Simplon-Süd, 10. VI. 1962. leg. A. Comellini. 1 Expl. — 262. Wallis, Sanetschboden, 1900 m. leg. C. Besuchet. 1 Expl. — 283. Genf, Chancy, 10. XI. 1963. leg. C. Besuchet. 1 Expl. — 303. Genf, Mategnin, 19. II. 1966. leg. C. Besuchet. 3 Expl.

Frankreich. 205. Col du Lautaret, 29. VIII. 1967. leg. A. Comellini. 1 Expl. — 218. Haute-Savoie, la Tournette, 2000 m. 30. VII. 1964. leg. C. Besuchet. 2 Expl. — 227. Haute-Savoie, Crevins, 27. IX. 1963. leg. A. Comellini. 2 Expl. — 230. Haute-Savoie, Vongy, 18. VI. 1964. leg. C. Besuchet. 1 Expl.

Dendrobaena rubida v. **subrubicunda** (Eisen), 1874

87. *A. darwini* Rib. Niesen. 2 Expl. — 107. *A. putris* Vejd. s. *subrubicunda* Eisen. Berne. Coll. de Ribaucourt. 12 Expl. — 108. *A. (D.) putris* Vejd. s. *subrubicunda* Eisen. Blümlisalp. 2 Expl. — 112. *A. putris* Vejd. s. *arborea* anomalie. Valais. Coll. de Ribaucourt. 3 Expl. — 114. *A. putris* Vejd. s. *subrubicunda* Eisen. v. *helvetica* Rib. Berne. Coll. de Ribaucourt. 20 Expl. — 116. *A. constricta* Rosa. Valais. Coll. de Ribaucourt.

4 Expl. — 117. *A. (D.) putris* Vejd. s. *subrubicunda* Eisen. Bremgarten. 10 Expl. — 120. *A. (D.) putris* Vejd. s. *subrubicunda* v. *helvetica* Rib. Berne. 12 Expl. — 122. *A. constricta* Rosa. Morgins. 8 Expl. — 123. *A. putris* v. *subrubicunda*. Zürich, Curgi. 11 Expl. — 181. *D. rubida* v. *subrubicunda* Eisen. Genf, 27. XI. 1967. leg. A. Zicsi. 7 Expl. — 191. Bad Heustrich, 5. XII. 1967. leg. C. Besuchet u. A. Zicsi. 19 Expl. — 237. Waadt, Bière, 28. VIII. 1960. leg. A. Comellini. 1 Expl. — 272. Genf, Malagnou (Genf), 2. III. 1963. leg. C. Besuchet. 1 Expl. — 273. Genf, Cartigny, 29. IV. 1964. leg. A. Comellini. 3 Expl. — 275. Genf, Verbois, XI. 1965. leg. A. Comellini. 1 Expl. — 279. Genf, La London, 24. IX. 1960. leg. A. Comellini. 1 Expl. — 284. Genf, Chancy, 10. XI. 1963. leg. C. Besuchet. 1 Expl. — 286. Genf, Vernier, 4. III. 1964. leg. C. Besuchet. 4 Expl. — 288. Genf, Cartigny, 13. IV. 1962. leg. Régnier. 1 Expl. — 289. Genf, La London, 25. III. 1965. leg. A. Comellini. 15 Expl. — 307. Genf, Florissant (Genf), 2. III. 1962. leg. C. Besuchet. 2 Expl.

Frankreich. 210. Dt. Isère, Col de la Croix-Haute, 3. X. 1966. leg. C. Besuchet. 1 Expl. — 211. Dt. Ain, Col de la Faucille, 12. IX. 1966. leg. A. Comellini. 1 Expl. — 219. Haute-Savoie, Malagny, 11. V. 1963. leg. Régnier. 9 Expl.

Bemerkung: *Dendrobaena rubida* f. typica *Dendrobaena rubida* v. *subrubicunda* und *Dendrobaena rubida* v. *tenuis* werden neuerdings als eine selbständige Art aufgefasst, da die systematisch wichtigen Merkmale bei Individuen ein und derselben Population äusserst stark variieren und so die Formen voneinander mit Sicherheit nicht unterschieden werden können. Obwohl ich bei meinem eigenen Material die drei Formen nie voneinander unterschieden habe, behalte ich diese Unterscheidung in einer Revisionsarbeit bei, um Spezialisten, die an dieser Frage Interesse besitzen, eine Nachbearbeitung zu erleichtern; es sei jedoch betont, dass nicht in jedem Fall eine sichere Begrenzung der Formen gelungen ist.

Dendrobaena hortensis (Michaelsen), 1889

182. *D. hortensis* (Mich.) Genf. 27. XI. 1967. leg. A. Zicsi. 1 Expl.

Dendrobaena byblica (Rosa), 1893

Spanien. 202. Provinz Gerona, Navata, 2. X. 1966. leg. A. Comellini. 1 Expl.

Dendrobaena attemsi (Michaelsen), 1902

1. *A. cyanea* Rosa. Italie. 3 Expl.

Dendrobaena octaedra (Savigny), 1826

100. *A. octaedra* Rosa. Italie. 4 Expl. — 101. *A. (D.) octaedra* Rosa v. *liliputiana* Rib. Morgins. 2 Expl. — 102. *A. octaedra* Rosa anomalie. Valais. Coll. de Ribaucourt. 4 Expl. — 103. *A. (D.) octaedra* Rosa v. *alpinula* Rib. Morgins. 2 Expl. — 104. *D. octae-*

dra Sav. Frutt, 1899. Zürich. Coll. Bretscher. 7 Expl. — 106. *A. (D.) octaedra* Rosa. Morgins. 14 Expl. — 110. *A. (D.) putris* Vejd. s. *arborea* Rosa. Morgins. 3 Expl. — 264. Freiburg, Düdingen, 23. V. 1966. leg. A. Comellini. 3 Expl. — 290. Genf, La London, 21. III. 1965. leg. A. Comellini. 3 Expl.

Bemerkung: Zwischen den unter Inv. No. 102 und 104 verzeichneten Tieren befinden sich je drei Exemplare die auf dem 14. und 15. Segment beiderseits männliche Poren besitzen.

Eiseniella tetraedra (Savigny), 1826, f. typica

152. *Allurus tetraedrus* Eisen ex Sav. Morgins. Coll. de Ribaucourt. 11 Expl. — 153. *All. tetraedrus* Eisen ex Sav. Chasseral. Coll. de Ribaucourt. 14 Expl. — 154. *All. tetraedrus* Eisen ex Sav. Valais. Coll. de Ribaucourt. 45 Expl. — 155. *Eiseniella tetraedra* Sav. Zürich. Coll. Bretscher. 13 Expl. — 157. *All. tetraedrus* Eisen ex Sav. v. *novis* Rib. Morgins. 4 Expl. — 158. *All. tetraedrus* Eisen ex Sav. anomalie. Suisse. Coll. de Ribaucourt. 3 Expl. — 197. Bad Heustrich, 5. XII. 1967. leg. C. Besuchet u. A. Zicsi. 1 Expl. — 236. Waadt, Chavannes-de-Bogis, 26. VI. 1961. leg. A. Comellini. 1 Expl. — 246. Waadt, Rossinière, 14. V. 1967. leg. C. Besuchet. 1 Expl. — 248. Waadt, La Rippe, 31. III. 1966. leg. A. Comellini. 1 Expl. — 256. Aargau, Koblenz, 30. IX. 1967. leg. C. Besuchet. 1 Expl. — 257. Wallis, Muraz, 2. VI. 1966. leg. A. Comellini. 1 Expl. — 261. Wallis, Simplon-Süd, 10. VI. 1962. leg. A. Comellini. 2 Expl. — 270. Genf, Chancy, La Laire, 20. IV. 1966. leg. C. Besuchet. 7 Expl. — 271. Genf, Hermance, 28. X. 1963. leg. A. Comellini. 3 Expl. — 276. Genf, Dardagny, 30. IV. 1966. leg. A. Comellini. 1 Expl. — 277. Genf, Cartigny, 14. IV. 1966. leg. A. Comellini. 1 Expl. — 294. Genf, La London, 25. III. 1965. leg. A. Comellini. 1 Expl. — 299. Genf, Peney, III. 1966. leg. A. Comellini. 2 Expl. — 299. Genf, Peney, III. 1966. leg. A. Comellini. 2 Expl. — 304. Genf, Moulin-de-Vert, 20. IX. 1966. leg. Régnier. 11 Expl. — 306. Genf, Marais de Jussy, 12. V. 1966. leg. A. Comellini. 1 Expl.

Italien. 198. Provinz Bergamo, Zogno, 25. VI. 1966. leg. A. Comellini. 7 Expl. — 199. Col de la Sella, 2150 m, 26. VI. 1967. leg. A. Comellini. 5 Expl. — 200. Sestriere, 28. VIII. 1967. leg. A. Comellini. 4 Expl.

Spanien. 201. Provinz Barcelona, Prat de Llobregat, 23. IX. 1966. leg. A. Comellini. 4 Expl. — 203. Provinz Zaragoza, Caspe, 28. IX. 1966. leg. A. Comellini. 1 Expl. —

Frankreich. 206. Haute-Alpes, Aspres s. Buech, 3. X. 1966. leg. A. Comellini. 5 Expl. — 207. Plan-Lachan, Col du Galibier, 29. VIII. 1967. leg. A. Comellini. 2 Expl. — 228. Haute-Savoie, La Tour, 27. III. 1967. leg. A. Comellini. 1 Expl.

Eiseniella tetraedra v. **hercynia** (Michaelsen), 1890

293. Genf, La London, 25. III. 1965. leg. A. Comellini. 1 Expl.

Eiseniella tetraedra v. **bernensis** (Ribaucourt), 1896

159. *All. tetraedrus* Eisen ex Sav. v. *Bernensis* Rib. Lectotypus. Bremgarten. 1 Expl. — 160. *All. tetraedrus* Eisen ex Sav. s. *infinitesimalis* Rib. Niesen. 1 Expl.

Octolasium cyaneum (Savigny), 1826

2. *A. cyanea* Rosa s. *studiosa* Mich. Coll. de Ribaucourt. Berne. 1 Expl. — 5. *A. cyanea* Rosa. Suisse. Coll. de Ribaucourt. 2 Expl. — 8. *A. cyanea* Rosa s. *studiosa* Mich. anomalie. Coll. de Ribaucourt. 3 Expl. — 11. *A. (O.) cyanea* Rosa s. *studiosa* Mich. Chasseral. 4 Expl. — 15. *A. (O.) cyanea* Rosa s. *profuga* Rosa. Envir. de Berne. 1 Expl. — 18. *A. (O.) cyanea* Rosa s. *rubida* ex Örley. Chasseral. 1 Expl. — 21. *O. lacteum* Örley. Zürich. Coll. Bretscher. 5 Expl. — 57. *A. caliginosa* v. *turgida* Rosa ex Sav. Jura. Coll. de Ribaucourt. 1 Expl. — 65. *A. (O.) cyanea* Rosa s. *profuga* Rosa. Envir. de Berne. Coll. de Ribaucourt. 4 Expl. — 163. *O. cyaneum* (Sav.) Bois-d'Arve, croisement Troinex-Veyrier. 24. XI. 1967. leg. E. Binder u. A Zicsi. 2 Expl. — 196. Bad Heustrich, 5. XII. 1965. leg. C. Besuchet u. A. Zicsi. 1 Expl.

Octolasium lacteum (Örley), 1885

3. *A. cyanea* Rosa s. *profuga* v. *sylvestris* Rib. Chasseral. 1 Expl. — 4. *A. (O.) cyanea* Rosa s. *gracilis* Örley. Morgins. 1 Expl. — 6. *A. cyanea* Rosa. Suisse. Coll. de Ribaucourt. 2 Expl. — 9. *A. cyanea* Rosa s. *studiosa* Mich. anomalie. Coll. de Ribaucourt. 5 Expl. — 12. *A. (O.) cyanea* Rosa s. *studiosa* Mich. Chasseral. 7 Expl. — 13. *O. lacteum* (Örley) 1885. Kilarl. 6 Expl. — 14. *A. (O.) cyanea* Rosa s. *profuga* Rosa. Envir. de Berne. 23 Expl. — 17. *A. (O.) cyanea* Rosa s. *rubida* ex. Örley. Chasseral. 1 Expl. — 19. *A. cyanea* Rosa s. *profuga* Rosa. Berne. Coll. Ribaucourt. 28 Expl. — 20. *A. (O.) cyanea* Rosa s. *profuga* Rosa. Morgins. 5 Expl. — 22. *O. lacteum* (Örley). Zürich. Coll. Bretscher. 5 Expl. — 60-64. *A. (O.) cyanea* Rosa s. *profuga* Rosa. Envir. de Berne. Coll. de Ribaucourt. 111 Expl. — 195. Bad Heustrich, 5. XII. 1967. leg. C. Besuchet. u. A. Zicsi. 5 Expl. — 266. Genf, Couches Vessy, 8. V. 1963. leg. Régnier. 1 Expl.

Octolasium croaticum v. **argoviensis** (Bretscher), 1899

23. *O. lissaense* Mich. Zürich. Coll. Bretscher. 7 Expl.
Österreich. 212. Tirol, Idalpe, 9. VIII. 1967. leg. A. Comellini. 2 Expl.

Octolasium sp. ?

161. *A. sulfurica* Rib. Heustrich. 1 zerschnittenes Expl.

Allolobophora oculata (Hoffmeister), 1845

89. *A. Hermanni* Mich. Berne. Coll. de Ribaucourt. 4 Expl. — 90. *A. Hermanni* Mich. Bremgarten. 17 Expl. juv.

Allolobophora antipai (Michaelsen), 1891, f. typica

78. *A. rosea* Rosa. Morgins. 4 Expl. — 84. *A. rosea* Rosa. Yverdon. 1 Expl.

Bemerkung: Die von mir untersuchten Tiere unterscheiden sich von der Originalbeschreibung bloss in der Anzahl der Samensäcke, und zwar besitzen sie anstatt zwei Paar, ein drittes Paar im 9. Segment. Gürtel vom 27.—33. Segment.

Allolobophora cupulifera Tetry, 1937

Frankreich: 225. Haute-Savoie, Gaillard, 7. IX. 1962. leg. A. Comellini. 1 Expl.

Allolobophora rosea (Savigny), 1826

10. *A. cyanea* Rosa s. *studiosa* Mich. anomalie. Coll. de Ribaucourt. 2 Expl. — 31. *A. chlorotica* Örley. Berne. Coll. de Ribaucourt. 1 Expl. — 77. *A. rosea* Rosa. Morgins. 7 Expl. — 79. *A. rosea*. Envir. de Berne. 32 Expl. — 80. *A. rosea* Rosa s. *macedonica* Eisen. Morgins. 2 Expl. — 81. *Eisenia rosea* Sav. Satigny. 1 Expl. — 83. *A. rosea* Rosa. Yverdon. 40 Expl. — 85. *A. rosea* Rosa, Blümlisalp. 15 Expl. — 86. *Eisenia rosea* Sav. Klönthal, 1901. Zürich, Coll. Bretscher. 5 Expl. — 88. *A. danieli rosai* Rib. Heustrich, 2 Expl. — 97. *A. icterica* Rosa ex Sav. Berne Coll. de Ribaucourt. 1 Expl. — 171. Vessy, Champ à côté de la réserve. 24. XI. 1967. leg. E. Binder u. A. Zicsi. 3 Expl. — 193. Bad Heustrich, 5. XII. 1967. leg. C. Besuchet u. A. Zicsi. 9 Expl. — 265. Genf, Couches Vessy, 8. V. 1963. leg. Régnier. 1 Expl.

Frankreich. 221. Haute-Savoie, Le Môle, 1400 m, 13. V. 1964. leg. C. Besuchet. 1 Expl.

Allolobophora handlirschi Rosa, 1897

49. *A. aporata* Br. Fürstenalp. Zürich, Coll. Bretscher. 11 Expl. — 76. *D. rhenani* Bretscher. Fürstenalp. Zürich, Coll. Bretscher. 3 Expl. — 156. *Eiseniella tetraedra* (Sav.). Zürich, Coll. Bretscher. 1 Expl.

Allolobophora caliginosa (Savigny), 1826

7. *A. cyanea* Rosa. Coll. de Ribaucourt. Suisse. 1 Expl. — 47. *Helodrilus caliginosa* (Sav.). Zürich, Coll. Bretscher. 6 Expl. — 48. *H. caliginosa* v. *trapezoides* Ascona, 1900. Zürich, Coll. Bretscher. 5 Expl. — 50.-54. *A. caliginosa* v. *turgida* Rosa ex Sav. Jura. Coll. de Ribaucourt. 73 Expl. — 55. *A. caliginosa* v. *turgida* Rosa ex Sav. Jura. Coll. de Ribaucourt. 2 Expl. (Anomalie: 2 Paar o. Poren 14.-15. Segment und 15.-16. Segment). — 66. *A. (O.) cyanea* Rosa s. *profuga* Rosa. Envir. de Berne. Coll. de Ribaucourt. 2 Expl. — 67. *A. caliginosa* Rosa ex Sav. s. *Beddardi* Rib. Niesen. 2 Expl. — 68. A. *caliginosa* Rosa ex Sav. v. *turgida.* Morgins. 2 Expl. — 69. *A. caliginosa* Rosa ex Sav. v. *trapezoides.* Heustrich. 6 Expl. — 70. *A. caliginosa* Rosa ex Sav. v. *trapezoides.* Berne, Coll. de Ribaucourt. 6 Expl. — 71. *A. caliginosa* Rosa ex Sav. v *turgida.* Berne, Coll. de Ribaucourt. 13 Expl. — 74. *A. caliginosa* Rosa ex Sav. anomalie. Berne, Coll. de Ribaucourt. 1 Expl. — 82. *Eisenia rosea* Sav. Satigny. 1 Expl. — 165., 167. Bois-d'Arve, croisement Troinex-Veyrier. 24. XI. 1967. leg. E. Binder u. A. Zicsi. 12 Expl. — 170. Vessy, Champ à côté de la réserve. 24. XI. 1967. leg. E. Binder u. A. Zicsi. 9 Expl. — 174. Vessy,

réserve. 24. XI. 1967. leg. E. Binder u. A. Zicsi. 3 Expl. — 177. Genf, 27. XI. 1967. leg. A. Zicsi. 8 Expl. — 183-186. Bad Heustrich, 5. XII. 1967. leg. C. Besuchet u. A. Zicsi. 43 Expl. — 234. Waadt, Gingins, 5. VI. 1963. leg. Régnier. 1 Expl. — 254. Aargau, Koblenz, 30. IX. 1967. leg. C. Besuchet. 2 Expl. — 258. Wallis, Vouvry, 27. III. 1967. leg. C. Besuchet. 1 Expl. — 259. Wallis, Valsorey, 2000 m, 27. IV. 1965. leg. C. Besuchet. 1 Expl. — 263. Freiburg, Jaun-Pass, 10. VIII. 1962. leg. A. Comellini. 1 Expl. — 274. Genf, Dardagny, 3. IV. 1962. leg. A. Comellini. 1 Expl. — 280. Genf, Meyrin, 18. III. 1964. leg. C. Besuchet. 1 Expl.

Frankreich. 208. Bouches-du-Rhône, Villeneuve, 14. IV. 1964. leg. Steffen. 1 Expl. — 214. Haute-Savoie, Gaillard, 23. XI. 1962. leg. C. Besuchet u. A. Comellini. 2 Expl. — 217. Haute-Savoie, La Tournette, 2000 m, 30. VII. 1964. leg. C. Besuchet. 2 Expl. — 220. Haute-Savoie, Le Môle, 1400 m, 13. V. 1964. leg. C. Besuchet. 1 Expl.

Allolobophora longa Ude, 1885

43. *A. longa* Ude. Zürich, Coll. Bretscher. 5 Expl. — 44. *A. terrestris* Rosa ex Sav. Berne, Chasseral. 4 Expl. — 45. *A. terrestris* Rosa ex Sav. Berne, Chasseral. 6 Expl. — 46. *Helodrilus longus* Ude. Satigny. 2 Expl. — 72. *A. caliginosa* Rosa ex Sav. v. *turgida*. Berne, Coll. de Ribaucourt. 1 Expl. — 151. *Lumbricus terrestris* L. Zürich. 1 Expl.

Allolobophora chlorotica (Savigny), 1826

27. *A. chlorotica* Örley. Chasseral. 13 Expl. — 28. *A. chlorotica* Örley, v. *curiosa* Rib. Morgins. 2 Expl. — 29. *A. chlorotica* Örley. Envir. de Berne. 8 Expl. — 30. *A. chlorotica* Örley. Berne, Coll. de Ribaucourt. 41 Expl. — 32. *A. chlorotica* Örley. Berne, Coll. de Ribaucourt. 8 Expl. — 33. *Helcdrilus chloroticus* Sav. Zürich, 18. II. 1895. Coll. Bretscher. 4 Expl. — 34. *A. chlcrotica* Örley, anomalie. Berne, Coll. de Ribaucourt. 1 Expl. — 38. *A. chlcrotica* Örley. Morgins. 3 Expl. — 56. *A. caliginosa* v. *turgida* Rosa ex Sav. Jura. Coll. de Ribaucourt. 2 Expl. — 75. *A. caliginosa* Rosa ex Sav. anomalie. Berne, Coll. de Ribaucourt. 1 Expl. — 150. *Lumbricus michaelseni* Rib. Bremgarten. 1 Expl. — 164. Bois-d'Arve, croisement Troinex-Veyrier, 24. XI. 1967. leg. E. Binder u. A. Zicsi. 8 Expl. — 179. Genf, 27. XI. 1967. leg. A. Zicsi. 6 Expl. — 194. Bad Heustrich, 5. XII. 1967. leg. C. Besuchet u. A. Zicsi. 2 Expl. — 243. Waadt, L'Etivaz, 29. IX. 1962. leg. C. Besuchet. 4 Expl. — 244. Waadt, Rossinière, 14. V. 1967. leg. C. Besuchet. 1 Expl. — 252. Waadt, Diablerets, 1200 m, 13. IX. 1964. leg. C. Besuchet. 1 Expl. — 267. Genf, La London, 8. V. 1963. leg. A. Comellini. 1 Expl. — 268. Genf, Vernier, 13. XII. 1962. leg. A. Comellini. 1 Expl. — 269. Genf, Chancy, La Laire, 20. IV. 1966. leg. C. Besuchet. 7 Expl. — 278. Genf, Cartigny, 14. IV. 1966. leg. A. Comellini. 2 Expl. — 292. Genf, La London, 25. III. 1965. leg. A. Comellini. 1 Expl. — 298., 302. Genf, Peney, III. 1966. leg. A. Comellini. 2 Expl. — 305. Genthod, 19. III. 1963. leg. A. Comellini. 1 Expl.

Spanien. 204. Prov. Gerona, La Junquera, 1. X. 1966. leg. A. Comellini. 2 Expl.

Frankreich. 213. Haute-Savoie, Gaillard, 23. XI. 1962. leg. C. Besuchet. 3 Expl. — 215. Haute-Savoie, Bonneville, 12. IV. 1964. leg. C. Besuchet. 3 Expl. — 222. Haute-Savoie, Le Môle, 1400 m, 13. V. 1964. leg. C. Besuchet. 7 Expl. — 224. Haute-Savoie, Gaillard, 7. XI. 1962. leg. A. Comellini. 3 Expl. — 226. Haute-Savoie, Crevins, 27. XI. 1963. leg. A. Comellini. 1 Expl.

Bemerkung: Bei den unter Inventarnummer 30, 33, 34, 164, 179 angeführten Tieren kommen in der Zahl der Pubertätstuberkeln Abweichungen vor. So besitzen einige Tiere auf der einen Seite 5 Pubertätstuberkeln (31., 32., 33., 34. und 35. Segment), auf der anderen zwei (31. und 33.), oder es liegen die Pubertätstuberkeln anstatt auf den Segmenten 31., 33., 35., auf den Segmenten 32., 34. und 36.

Allolobophora chlorotica v. **waldensis** Ribaucourt, 1896

Syn nov.: *Allolobophora chlorotica* s. *morgensis* Rib. 1896; *A. nusbaumi* Rib. 1896.

35. *A. Chlorotica* Örley, anomalie. Berne, Coll. de Ribaucourt. 1 Expl. — 36. *A. chlorotica* Örley s. *morgensis* Rib. Morgins. 1 Expl. — 37. *A. nusbaumi* Rib. Wallis, Mt. Geant. 2 Expl. — 39. *A. chlorotica* Örley. Morgins. 3 Expl. — 40. *A. chlorotica* Örley, v. *waldensis* Rib. Lectotypus. Morgins. — 41. *A. chlorotica* v. *waldensis*. Paralectotypus. Morgins. 9 Expl.

Bemerkung: Die eingehenden Untersuchungen der angeführten Exemplare brachten weitere Unterschiede zum Vorschein, so dass ich mich gezwungen sehe, die von MICHAELSEN (1900) eingezogene Varietät *waldensis* zurückzustellen. Auf Grund des Lectotypus gebe ich eine Neubeschreibung nachstehend an.

Länge 25 mm, Breite 3 mm, Segmentzahl 106.

Farbe: grün. Kopf epilobisch 1/2. Borsten eng gepaart. Erster Rückenporus auf Intersegmentalfurche 4/5. Männliche Poren gross, auf die Segmente 14.—16. übergehend. Gürtel vom 30.—36. Segment (Stammform: 28., 29.—37. Segment). Pubertätstuberkel saugnapfförmig, drei Paar am 31., 33., 35. Segment. Vier Paar Samensäcke im 9.—12. Segment, vier Samentaschen, die sich in der Intersegmentalfurchen 7/8, 8/9, 9/10, und 10/11 in der Borstenlinie *cd* öffnen. (Stammform: mit drei Paar Samentaschen, die sich in die Intersegmentalfurchen 8/9, 9/10 und 10/11 öffnen.)

Die in den äusseren (Gürtel) und inneren (Samentaschen) Merkmalen bestehenden Unterschiede berechtigen die Wiederaufstellung der Ribaucourt'schen Varietät.

Allolobophora icterica (Savigny), 1826

Syn. nov.: *Allolobophora claparedei* Rib. 1896.

91. *Allolobophora Claparedi* Rib. Bremgarten. 1 Expl. — 92. *A. icterica* Rosa ex Sav. Valais. Coll. de Ribaucourt. 18 Expl. — 93. *A. icterica* Rosa ex Sav. Envir. de Berne. 6 Expl. — 94. *A. icterica* Rosa ex Sav. Morgins. 8 Expl. — 95. *A. icterica* Rosa ex Sav., anomalie. Valais. Coll. de Ribaucourt. 1 Expl. — 96. *A. icterica* Rosa ex Sav. Berne, Coll. de Ribaucourt. 15 Expl. — 98. *A. icterica* Rosa ex Sav. Morgins, Valais. 12 Expl. — 99. *A. icterica* Rosa ex Sav. Morgins, Valais. 8 Expl. — 168. Bois-d'Arve, croisement Troinex-Veyrier, 24. XI. 1967. leg. E. Binder u. A. Zicsi. 8 Expl. — 172. Vessy. Champ à côté de la réserve, 24. XI. 1967. leg. E. Binder u. A. Zicsi. 7 Expl. — 175.-176. Vessy,

réserve, 24. XI. 1967. leg. E. Binder u. A. Zicsi. 19 Expl. — 178. Genf, 27. XI. 1967. leg. A. Zicsi. 1 Expl. — 192. Bad Heustrich, 5. XII. 1967. leg. C. Besuchet u. A. Zicsi. 5 Expl.

Bemerkung: Die von mir untersuchten Exemplare stimmen vollkommen mit den in der Revisionsarbeit SAUSSEY (1966) angegebenen Merkmalen überein. Selbst die Art *A. claparedei* Rib. 1896 besitzt die bei *A. icterica* am häufigsten angetroffene Gürtelausdehnung (34.—43. Segment), und Lage der Pubertätsstreifen (35.—42. Segment). Hinsichtlich der inneren Merkmale besitzen alle sezierten Tiere vier Paar Samensäcke und drei Paar Samentaschen, die sich in den Intersegmentalfurchen 8/9, 9/10 und 10/11 öffnen. Es unterliegt kein Zweifel, dass *A. claparedei* mit *A. icterica* identisch ist.

Allolobophora sp. juv.

58.-59. *A. caliginosa* v. *turgida* Rosa ex Sav. Jura. Coll. de Ribaucourt. 63 Expl. — 73. *A. caliginosa* v. *turgida* Rosa ex Sav. Berne, Coll. de Ribaucourt. 9 Expl.

ZUSAMMENFASSUNG

Die im Naturhistorischen Museum von Genf durchgeführte Revisionsarbeit, welche sich auf die im Jahre 1896 veröffentlichte Regenwurmsammlung von de Ribaucourt bezog, erbrachte folgende Ergebnisse.

1. Von den 24 neuen Arten, Unterarten und Varietäten die DE RIBAUCOURT (1896) beschrieben hatte, konnten 20 erneut wierdergefunden werden. Vier Formen liessen sich nirgends ausfindig machen, es sind dies: *Allolobophora octaedra* v. *irregularis*, *A. parva* subsp. *udei*, *A. cyanea* subsp. *recta* und *A. tyrtaea*.

2. Auf Grund von weiteren abweichenden Merkmalen wurde die von MICHAELSEN (1900) eingezogene Varietät *A. chlorotica* v. *waldensis* zurückgestellt. Dieser Varietät wurden die Formen *A. chlorotica* v. *morgensis* und die von Michaelsen in „species incerti generis" gestellte Art *A. nusbaumi* einverleibt.

3. Die ebenfalls von MICHAELSEN (1900) in „species incerti generis" gestellte Art *A. claparedei* wurde als *A. icterica* (Sav.) 1826 bestimmt.

4. Die Arten *Octolasium rectum* und *A. sulfurica* konnten selbst auf Grund von Neusammlungen am Originalfundort nicht wiedergesammelt werden, es wird angedeutet, dass *O. rectum* mit *O. transpadanum* (Rosa) 1884 identisch, *A. sulfurica* wahrscheinlich eine der Gattung *Octolasium* angehörende Art ist.

Résumé

La collection de Lombricidae de Ribaucourt du Muséum de Genève, qui a servi à la publication de cet auteur en 1896, a été révisée avec les résultats suivants:

1. Sur les 24 espèces, sous-espèces et variétés nouvelles décrites par DE RIBAUCOURT (1896), 20 ont pu être identifiées. Il a été impossible de retrouver les quatre formes *Allolobophora octaedra* v. *irregularis*, *A. parva* subsp. *udei*, *A. cyanea* subsp. *recta* et *A. tyrtaea*.

2. La variété *A. chlorotica* v. *waldensis* qui avait été mise en synonymie par MICHAELSEN (1900) a dû être rétablie en tenant compte de nouvelles différences, et comprend *A. chlorotica* v. *morgensis* et *A. nusbaumi* que Michaelsen avait rangée dans les « species incerti generis ».

3. *A. claparedei*, également considérée par Michaelsen comme « incerti generis » a été identifiée à *A. icterica* (Sav.) 1826.

4. *Octolasium rectum* et *A. sulfurica* n'ont pas pu être retrouvées même dans la localité type. Il est probable que *O. rectum* est identique à *O. transpadanum* (Rosa) 1884 et *A. sulfurica* est vraisemblablement l'une des espèce d'*Octolasium*.

Summary

The Ribaucourt collection of Lumbricidae in the Geneva Museum of Natural History, which was published in 1896, has been revised with following results:

1. 20 out of the 24 species, subspecies and varieties described by DE RIBAUCOURT (1896) were found again. The four other forms could not be traced anywhere and these are: *Allolobophora octaedra* v. *irregularis*, *A. parva* subsp. *udei*, *A. cyanea* subsp. *recta* and *A. tyrtaea*.

2. The variety *waldensis* of *A. chlorotica*, which had been united to the bulk of the species by MICHAELSEN (1900), is re-established on the ground of further diverging characters and includes *A. chlorotica* v. *morgensis* and *A. nusbaumi*, which had been put by Michaelsen among " species incerti generis ".

3. Also considered by Michaelsen to be " incerti generis ", *A. claparedei* is identified as *A. icterica* (Sav.) 1826.

4. It was impossible to find again the species *Octolasium rectum* and *A. sulfurica*, even at the original locality. It is suggested that *O. rectum* is identical to *O. transpadanum* (Rosa) 1884 and that *A. sulfurica* is probably one of the species belonging to *Octolasium*.

SCHRIFTTUM

Cognetti de Martiis, L. 1931. *Catalogo dei Lumbricidi.* Arch. Zool. Ital. 15: 371-443.

Michaelsen, W. 1900. *Oligochaeta.* In: Das Tierreich. Lief. 10. p. 575.

Omodeo, P. 1956. *Contributo alla revisione dei Lumbricidae.* Arch. Zool. Ital. 41: 129-212.

Piguet, E. et K. Bretscher. 1913. *Oligochétes.* In: *Catal. Inv. de la Suisse.* Mus. Hist. Nat. Genève, 7: 164-215.

Pop, V. 1941. *Zur Phylogenie und Systematik der Lumbriciden.* Zool. Jahrb./Syst./74: 487-522.

Ribaucourt, E. de. 1896. *Étude sur la faune Lombricide de la Suisse.* Rev. Suisse Zool. 4: 1-110.

Saussey, M. 1966. *Contribution à l'étude des phénomènes de diapause et de régénération caudale chez Allolobophora icterica (Savigny) (Oligochète Lombricien).* Mem. Soc. Linn. Normandie, N. Ser. Sect. Zool. 3: 11-158.

Zicsi, A. 1968. *Eine neue Octolasium-Art (Oligochaeta: Lumbricidae) aus Ungarn.* Acta Zool. Hung. 14: 233-238.

Tome 75, nº 14 — Août 1968

Chiroptères du sud du Congo (Brazzaville)

par

V. AELLEN

et

A. BROSSET

Muséum d'Histoire naturelle de Genève
Laboratoire d'Ecologie générale du Muséum national d'Histoire naturelle
91 — Brunoy, France

Avec 1 planche et 2 figures dans le texte

Depuis quelques années, les entomologistes médicaux de l'ORSTOM, rattachés au Centre de Brazzaville, ont entrepris l'examen des mammifères sauvages de ce pays aux fins de savoir si certains d'entre eux ne constituaient pas les vecteurs ou les réservoirs de parasites dangereux pour l'homme. Ces recherches impliquaient au départ la capture et l'identification systématique des micro-mammifères peuplant le territoire étudié. Une collection assez considérable de chiroptères fut réunie par M. Adam. Les spécimens nous ont été remis pour étude, soit directement, soit par l'intermédiaire du professeur Bourlière et de M. Taufflieb.

Dans un travail séparé, J. P. Adam a bien voulu accepter de relater ses propres observations de terrain. Nous traiterons ici de la systématique des espèces en y joignant les considérations faunistiques qui nous ont paru intéressantes, laissant à J.-P. Adam le soin d'exposer les données écologiques.

L'intérêt des présentes collections est évident. La République du Congo reste une région d'Afrique où la faune fut peu prospectée. Alors que les chiroptères du Congo ex-belge, du Gabon, du Cameroun, ont fait l'objet de publications importantes, ceux de la République du Congo sont mal connus. Une récente publication de l'un de nous (BROSSET, 1966 *a*) portait essentiellement sur des espèces frugivores et phytophiles, collectées par MM. Descarpenteries et Villiers. La collection Adam qui est étudiée ici porte au contraire presque toute sur des espèces insectivores troglophiles. Elle vient heureusement compléter ces premières données, et nous sommes désormais en mesure de connaître en gros la nature du peuplement en chiroptères de la partie sud de la République du Congo.

Cette partie du pays est précisément la plus intéressante par sa variété. En effet, à côté du massif forestier dont les espèces paraissent être celles de la forêt primaire congolaise, le pays présente tous les stades de la dégradation forestière, des savanes, une grande agglomération humaine, c'est-à-dire toute une gamme de milieux particuliers, propres à fixer des populations différenciées de chauves-souris. Bien plus, l'effet de lisière, qui se poursuit du Tanganyika à l'est, jusqu'à l'Atlantique à l'ouest, semble avoir créé le long de la bordure sud du grand massif forestier un couloir écologique qui a ouvert la voie, non seulement à la pénétration d'espèces méridionales, mais encore à celle d'espèces typiquement orientales. Grâce aux présentes collections, nous sommes en mesure de signaler non loin de l'Atlantique plusieurs espèces ou formes affines de celles qui peuplent les rives africaines de l'océan Indien.

En étendant ces notions à toute la côte du golfe de Guinée, on peut relever les espèces méridionales et orientales suivantes, qui depuis une trentaine d'années y ont été signalées, sous une forme identique ou un peu modifiée:

Coleura afra (Peters), de l'Afrique orientale, découvert d'abord en Angola, puis en Guinée portugaise (MONARD, 1939) et en Guinée ex-française (AELLEN, 1956), sous une forme nouvelle: *C. afra kummeri* Monard.

Miniopterus minor Peters, de l'Afrique orientale et méridionale *(M. minor fraterculus)*, trouvé à Thysville, dans le Bas-Congo (HAYMAN, 1954), et que nous signalons plus loin dans la République du Congo.

Rhinolophus deckeni Peters, de l'Afrique orientale, trouvé sous forme d'une espèce affine, *R. silvestris* Aellen (1959), au Gabon et au Congo ex-français (voir ci-dessous).

Rhinolophus denti Thomas, de l'Afrique du Sud, découvert en une sous-espèce peu différente en Guinée ex-française: *R. denti knorri* Eisentraut (1960).

Rhinolophus swinnyi Gough, de l'Afrique du Sud, signalé récemment à Banana, embouchure du Congo (HAYMAN et al., 1966).

Rhinolophus simulator Andersen — *bembanicus* Senna, de l'Afrique de l'Est et du Sud, trouvé dans la République du Congo, sous forme d'une espèce nouvelle affine (voir plus loin).

Triaenops persicus Dobson, de l'Asie du Sud-Ouest et de l'Afrique orientale, signalé dans ce travail comme sous-espèce nouvelle dans la République du Congo.

* * *

Le matériel a été réparti dans les trois instituts suivants:

ORSTOM, Laboratoire d'Entomologie, Institut de Recherches Scientifiques au Congo, Brazzaville (IRSC)

Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (MP)
Muséum d'Histoire naturelle, Genève (MG)

Nous remercions vivement MM. Adam, Bourlière et Taufflieb, grâce auxquels nous avons pu étudier cette collection, M^lle^ Gisèle Vattier, qui a précisé la provenance du matériel, M^me^ H. Genest-Villard, du Muséum de Paris, et M. J. E. Hill, du British Museum, qui nous ont aimablement envoyé en prêt du matériel de comparaison de leur musée.

Liste des localités, toutes situées dans la région du Kouilou

Brazzaville: 4° 16′ S / 15° 17′ E
Grotte de Doumboula, Loudima: 4° 15′ S / 13° 00′ E
Grotte de Kimanika: 3° 59' S / 14° 25′ E
Grotte de Loudima: 4° 15′ S / 13° 00′ E
Grotte de Matouridi: 3° 48′ S / 14° 29′ E
Grotte de Meya-Nwadi: à 3 km de Meya-Nzouari
Grotte de Meya-Nzouari: 3° 53′ 15″ S / 14° 31′ 30″ E
Grotte de Mpasa: 3° 51′ S / 14° 27′ E
Grotte de Mpoka: 3° 55′ S / 14° 30′ E
Pointe-Noire: 4° 48′ S / 11° 51′ E
Grotte du Viaduc, Loudima: 4° 15′ S / 13° 00′ E

Liste des espèces

La collection compte 206 spécimens, tous conservés en alcool et répartis dans les 14 espèces suivantes:

Eidolon h. helvum (Kerr)
Rousettus aegyptiacus unicolor (Gray)
Lissonycteris a. angolensis (Bocage)
Epomops f. franqueti (Tomes)
Nycteris m. macrotis Dobson
Rhinolophus l. landeri Martin
Rhinolophus silvestris Aellen
Rhinolophus adami, sp. nov.
Hipposideros caffer (Sundevall)
Triaenops persicus majusculus, subsp. nov.
Myotis megalopus (Dobson)
Eptesicus tenuipinnis (Peters)
Pipistrellus nanus (Peters)
Miniopterus minor Peters

Eidolon h. helvum (Kerr)

Vespertilio vampyrus helvus Kerr, Animal Kingdom 1 (1): XVII, 91, 1792. Sénégal (cf. ANDERSEN, Ann. Mag. nat. Hist. (7) 19: 504, 1907).
Brazzaville, 9.1966 — 1 spécimen, coll. Adam (096M) — MP.

Il n'y a rien de nouveau à dire sur cette espèce banale, déjà signalée au Congo français par POUSARGUES en 1896, indiquée comme commune à Brazzaville par MALBRANT et MACLATCHY (1949) et récemment citée encore dans cette ville par l'un de nous (BROSSET, 1966 *a*).

Rousettus aegyptiacus unicolor (Gray)

Eleutherura unicolor Gray, Cat. Monk. etc.: 117, 1870. Gabon.
Grotte de Loudima, 19.6.1964 — 1 ♀ subad., coll. Taufflieb (3413) — MG 1074.15.

Cette roussette n'était pas connue dans le Congo ex-français jusqu'aux trouvailles de J.-P. Adam: TAUFFLIEB (1962), citant des acariens parasites, l'indique dans la grotte de N'Tsouari (= Meya Nzouari). A peu près à la même époque, MM. Villiers et Descarpenteries trouvaient *R. aegyptiacus* en d'autres lieux du Congo: Brazzaville, Sibiti et Dimonika (BROSSET, 1966).

Nous utilisons la nomenclature de KOOPMAN (1966), qui met en synonymie de *R. aegyptiacus unicolor* (Gray, 1870) le *R. aegyptiacus occidentalis* Eisentraut, 1959. Cette façon de faire nous semble judicieuse, puisque le type de *unicolor* existe au British Museum, fait qui semble avoir échappé à EISENTRAUT, à qui nous sommes redevables de la précieuse revision de l'espèce *aegyptiacus*.

Lissonycteris a. angolensis (Bocage)

Cynonycteris angolensis Bocage, J. Sci. Math. Phys. Nat., Lisboa (2) 5: 133, 138, 1898. Pungo Andongo, Angola.
Grotte de Matouridi, 25.4.1963 — 1 ♀ subad., coll. Taufflieb (2609) — MG 1074.14.
Grotte de Mpoka, 9.10.1962 — 1 ♂ ad., coll. Adam (561-22) — MP.

Il s'agit aussi d'une espèce nouvelle pour la République du Congo, où sa présence était à prévoir puisqu'elle avait été signalée au nord au Cameroun et en Guinée espagnole, et au sud au Congo ex-belge et en Angola.

C'est NOVICK (1958) qui le premier a proposé d'élever au rang générique le sous-genre *Lissonycteris* Andersen. Seul parmi toutes les autres espèces de *Rousettus*, *L. angolensis* ne pratique pas l'orientation acoustique et se rapproche par ce caractère de *Eidolon* et de tous les autres Mégachiroptères sauf *Rousettus*.

ANDERSEN (1912: 53) considérait déjà *R. angolensis* comme « the most aberrant species of *Rousettus*... ». LAWRENCE et NOVICK (1963) ont analysé ce point de vue et séparent aussi *Lissonycteris* en un genre distinct. L'un de nous (BROSSET, 1966 *b*) a résumé ces données et a adopté aussi ce changement de nomenclature.

Epomops f. franqueti (Tomes)

Epomophorus franqueti Tomes, Proc. zool. Soc. London: 54, 1860. Gabon.
Pointe-Noire, 29.6.1963 — 1 ♂ immat., coll. Taufflieb — IRSC.
Brazzaville, 9.1966 — 1 spécimen, coll. Adam (150 M) — MP.

Cette espèce banale est indiquée comme commune dans la région de Brazzaville (MALBRANT et MACLATCHY, 1949). Plus récemment, elle est signalée à Sibiti et aussi à Brazzaville (BROSSET, 1966 *a*).

Nycteris m. macrotis Dobson

Nycteris macrotis Dobson, Monogr. Asiat. Chiropt.: 80, 1876. Sierra Leone.
Grotte de Loudima, 20.6.1963 — 2 ♂♂, 1 ♀, coll. Taufflieb (3407) — MG 1074.16 à 18.
Grotte de Loudima, 1.8.1964 — 2 ♀♀ ad., 1 ♂ subad., 2 ♀♀ subad., coll. Adam — MP.

Nycteris macrotis semble plutôt une espèce de savane. Elle n'a pas été rencontrée dans le bloc forestier congolais. La présence de jeunes dans la grotte de Loudima montre que cette cavité abrite une colonie de mise-bas.

On se doute depuis quelques années déjà que *aethiopica* Dobson (1878) et *macrotis* Dobson (1876) sont conspécifiques. KULZER (1962) citant Harrison, puis KUHN (1965) et KOOPMAN (1965) admettent respectivement que *oriana* Kershaw (1922), *aethiopica* et *luteola* Thomas (1901) ne sont tout au plus que des sous-espèces de *macrotis*. Il en est de même du *Nycteris aethiopica guineensis* Monard (1939) qui est un synonyme absolu de *macrotis* [1].

Il est certain que plusieurs de ces formes tomberont encore en synonymie absolue de *macrotis*. De nombreuses citations de *N. aethiopica* dans l'ouest africain doivent se rapporter en fait à *N. m. macrotis*. C'est probablement le cas pour les deux *N. ae. aethiopica* que EISENTRAUT et KNORR (1957) signalent en Guinée. Les *N. aethiopica* du Libéria, cités par KUHN en 1962, sont rapportés par le même auteur en 1965 à *N. m. macrotis*. Les spécimens du Cameroun que l'un de nous (AELLEN, 1952) désignait *N. ae. aethiopica* sont en fait des *N. m. macrotis*. Il en va

[1] L'un de nous (V. A.) a examiné l'un des types (♂ 283) et l'a trouvé parfaitement identique à *N. m. macrotis*.

certainement de même pour les *N. aethiopica* que l'un de nous (Brosset, 1966 *a*) signalait au Congo, à Brazzaville et Dimonika.

L'espèce *Nycteris macrotis-aethiopica* n'était pas connue au Congo jusqu'à cette dernière citation.

Nycteris m. macrotis, en millimètres

	♂ ad. 1074.16 MG	♂ ad. 1074.17 MG	♀ ad. 1074.18 MG	♀ ad. 01.09.64.03 MP
Avant-bras	50	48,5	50,5	50
3e doigt, métacarpe	40	38	40	38,5
— 1re phal.	27,5	25	26	26
— 2e phal.	31	30	32,5	28
4e doigt, métacarpe	44	41	43,5	42
— 1re phal.	15	13,5	15	15
— 2e phal.	14	13	14	14
5e doigt, métacarpe	45	43	45	44
— 1re phal.	14,5	13	14,5	14
— 2e phal.	16,5	15	16	14
Tibia	25	23,5	25	26
Oreille	32	30	33	...
Crâne:				
Longueur totale (C)	22,1	—	—	21,6
Largeur zygomatique	13,3	—	—	12,3
Rangée dentaire C-M^3	7,9	—	—	7,5
Largeur M^3-M^3	8,8	—	—	8,6
Rangée dentaire I-M_3	9,4	—	—	9,2

Rhinolophus l. landeri Martin

Rhinolophus landeri Martin, Proc. zool. Soc. London 1837: 101, 1838. Fernando Pô.

Grotte du Viaduc, Loudima, 1.8.1964 — 18 ♂♂, 23 ♀♀, tous adultes, coll. Adam — MP.

La coloration de ces *Rh. landeri* varie du gris au brunâtre et au rougeâtre.

La répartition de la sous-espèce *landeri* couvre le bloc forestier congolais. C'est probablement le représentant du genre le plus commun et cependant, il n'avait encore jamais été signalé dans la République du Congo. Peuplant des milieux divers, il semble accorder sa présence à l'existence d'abris convenables, constructions, mais surtout cavernes et souterrains.

Rh. l. landeri, en millimètres

	Nombre de mensurations	Minimum	Maximum	Moyenne
Avant-bras	41	40,6	45,8	44,5
3e doigt, métacarpe . . .	5	28	30	29
— 1re phal.	5	13	14	14
— 2e phal.	5	23	26	24
4e doigt, métacarpe . . .	5	31	34	33
— 1re phal.	5	7	8	7
— 2e phal.	5	13	17	14
5e doigt, métacarpe . . .	5	30	34	31
— 1re phal.	5	9	10	10
— 2e phal.	5	12	15	13
Tibia	5	17,9	19,5	18
Crâne:				
Longueur totale (C) . .	5	17,5	19,2	17,9
Largeur M^3-M^3	5	6,4	7,1	6,8
Rangée dentaire C-M^3 .	5	6,7	7,2	6,9
Longueur mandibule . .	5	11,9	12,5	12,1

Rhinolophus silvestris Aellen

Rhinolophus silvestris Aellen, Arch. Sci., Genève 12 (2): 228, 1959. Grotte de N'Dumbu, Lastoursville, Gabon.

Grotte de Meya-Nzouari, 25.11.1964 — 2 ♂♂ immat., 1 ♀ immat. — coll. Tauffljeb (3400) — MG 1074.38 à 40.

Grotte de Meya-Nzouari, 26.7.1963 — 1 ♂ ad., 5 ♀♀ ad. — coll. Adam — MP.

Grotte de Meya-Nzouari, 25.11.1964 — 2 ♂♂ juv., 1 ♀ juv. — coll. Adam — MP.

Le pelage de ces spécimens est brun clair plus ou moins roussâtre. L'unique ♂ adulte collecté n'est pas différent, par sa taille et son pelage, de la moyenne des ♀♀.

La grotte de Meya-Nzouari est un lieu de mise-bas, comme le montre la présence en novembre de jeunes âgés d'environ 1 mois et celle d'immatures en février. La reproduction doit suivre un rythme de type austral, ce qui est normal chez les populations de rhinolophidés localisées au sud de l'Equateur.

Rhinolophus silvestris est une espèce récemment décrite du sud du Gabon par l'un de nous (AELLEN, 1959). Nous n'avions eu entre les mains que le type. Cette espèce n'avait pas été reprise jusqu'ici depuis sa description. Cette série vient heureusement augmenter nos connaissances sur cette chauve-souris mal

connue. L'espèce est donc nouvelle pour la République du Congo (cf. ADAM et VATTIER, 1967, p. 220).

R. silvestris est proche de *R. deckeni* d'Afrique orientale. Le Muséum de Paris possède un spécimen typique de cette dernière espèce, provenant de l'île de Pemba, au large de la côte de Zanzibar. Comparé à nos *silvestris*, ce spécimen de *deckeni* est beaucoup plus grand, et il existe dans la morphologie des différences de détails, qui justifient le maintien de *silvestris* au rang d'espèce. Toutefois, si l'on découvre dans l'avenir, entre l'Afrique orientale et l'Atlantique, des populations intermédiaires, cette opinion pourrait devoir être revisée.

Rh. silvestris, en millimètres

	Nombre de mensurations, spécimens ad.	Minimum	Maximum	Moyenne
Avant-bras	6	52,9	55,8	54,3
3ᵉ doigt, métacarpe	5	36	36	36
— 1ʳᵉ phal.	5	18	19	18
— 2ᵉ phal.	5	30	33	30
4ᵉ doigt, métacarpe	5	39	42	41
— 1ʳᵉ phal.	5	11	13	13
— 2ᵉ phal.	5	17	20	18
5ᵉ doigt, métacarpe	5	40	42	41
— 1ʳᵉ phal.	5	12,5	13	13
— 2ᵉ phal.	5	15,5	17	16
Tibia	5	22,5	23,5	23
Crâne:				
Longueur totale (C)	5	22,8	24	23,5
Largeur zygomatique	5	11,7	12,1	11,9
Rangée dentaire C-M^3	5	8,7	9,3	9
Largeur M^3-M^3	5	8,8	9,3	8,9
Longueur mandibule	5	16,2	16,4	16,2
Rangée dentaire I-M_3	5	11	11,4	11

Peut-on maintenir l'idée émise par l'un de nous (AELLEN, 1959) que *R. silvestris* serait une espèce forestière ? Le type provient bien d'une région de forêts denses (Lastoursville), mais les trouvailles de Adam ont été faites en bordure de la grande forêt. Dans le bloc forestier congolais lui-même, où l'un de nous (A. B.) vient de faire des séjours prolongés (Gabon et nord du Congo-Brazzaville), l'espèce n'a pas été rencontrée (sauf dans la localité typique). Peut-être s'agit-il plutôt d'une forme orientale, qui aurait colonisé d'est en ouest la bordure méridionale du massif forestier congolais, sans peupler la forêt elle-même.

Rhinolophus adami, sp. nov.

TYPE. — ♀ adulte, en alcool. Grotte de Kimanika, Kouilou, République du Congo, 9.1.1967; coll. J.-P. Adam, no orig. 12/8G. Muséum de Paris 1968-408.

PARATYPES. — ♂ adulte. Grotte de Meya-Nzouari, Kouilou, République du Congo, 26.7.1963; coll. J.-P. Adam, Muséum de Genève 1129.84.

2 ♀♀ subadultes. Mêmes lieu, date et collecteur que le type, no orig. 3/8G et 8/8G. Muséum de Paris 1968-409 et 1968-410.

DIAGNOSE. — *Rhinolophus* de taille moyenne (avant-bras 47 à 49 mm; long crâne 20,3 à 20,6 mm). Feuille nasale grande (long. 15 à 16 mm, larg. 8,5 à 9 mm) à connectif arrondi dépassant quelque peu le sommet de la selle; lancette non acuminée, à bords droits ou un peu convexes; selle à dossier (procès vertical) large et à bords concaves. Troisième métacarpe non réduit, supérieur à 90% du cinquième métacarpe. P^2 dans la rangée dentaire, séparant nettement C de P^4. P_3 implanté au bord externe, mais bien développé et séparant P_2 de P_4. Crâne étroit: largeur zygomatique (qui est inférieure à la largeur mastoïde) mesurant moins de la moitié de la longueur totale (au bord antérieur de C). Pont palatal long; son bord médian antérieur arrive au niveau du bord antérieur de M^1.

DESCRIPTION. — Les dimensions externes (sauf la feuille nasale) entrent pour la plupart dans les limites de variation de *R. capensis*. Les oreilles sont très grandes, elles mesurent plus de la moitié de la longueur de l'avant-bras. Le bord interne est assez régulièrement convexe de la base au sommet; celui-ci est bien marqué et forme un angle droit, ou même un peu aigu, toutefois fortement arrondi à la pointe; le bord externe est nettement concave vers le sommet, puis très légèrement convexe jusqu'à l'antitragus. Celui-ci est régulièrement convexe et séparé du pavillon par une encoche à angle très obtus; il mesure environ 13 mm de l'insertion de base à l'encoche.

La feuille nasale est très caractéristique de cette espèce; elle est grande, surtout longue. Le fer à cheval recouvre presque tout le museau et présente une large échancrure au milieu de son bord antérieur. La selle est très large (3,2 mm) et son procès vertical (dossier) est environ aussi large que haut; ce procès est un peu plus large à la base qu'au sommet et ses bords latéraux sont légèrement concaves; il en résulte un étranglement au milieu de la hauteur (voir tableau de mensurations). Le connectif a une pointe régulièrement arrondie qui dépasse quelque peu le sommet du dossier de la selle. La lancette, triangulaire, possède des bords latéraux légèrement convexes et une pointe peu aiguë, donc absolument pas acuminée comme c'est le cas chez les espèces comparables, *simulator*, *bembanicus* et *capensis*.

La lèvre inférieure présente trois sillons délimitant deux lobes bien développés, comme chez *simulator* et *capensis*.

Le patagium s'insère à la partie distale du tibia ou à la cheville.

Le troisième métacarpe n'est pas réduit; il mesure toujours plus des 90% du cinquième. La queue est plus longue que la moitié de l'avant-bras.

La coloration de cette nouvelle espèce ne présente rien de particulier. Le type (♀) est brun assez clair sur le dos; la face ventrale est gris-brunâtre. Les paratypes sont plus foncés dessus, mais le ventre est aussi gris-brunâtre; l'un (8/8G) est même blanchâtre au bas-ventre. La feuille nasale est très claire, couleur chair. Les oreilles sont brunes, un peu plus foncées au sommet. Le patagium est brun foncé.

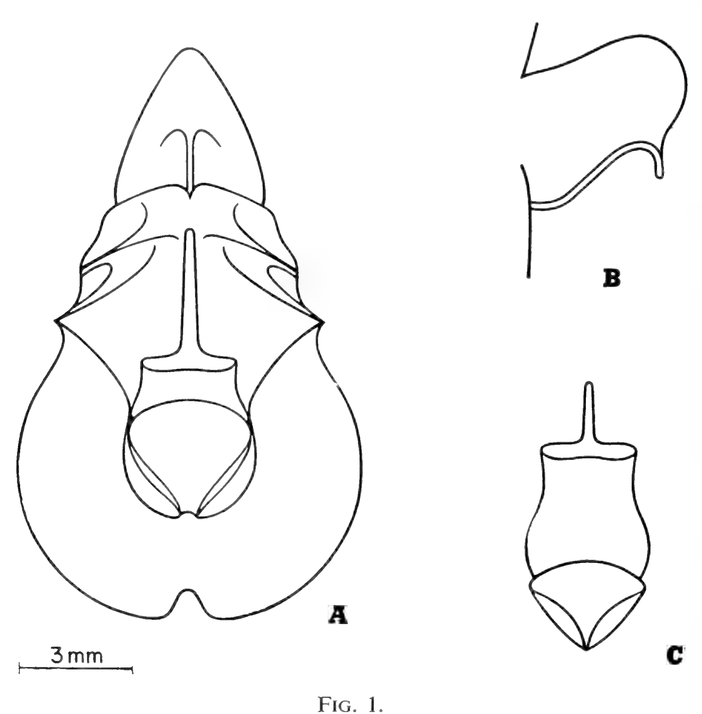


Fig. 1.

Rhinolophus adami, sp. nov.

Feuille nasale.

A. Aspect général; B. Profil du connectif; C. Procès vertical de la selle.

Le crâne présente des proportions semblables à celles de *simulator-bembanicus*. Il est très étroit: sa plus grande largeur n'atteint pas la moitié de la longueur totale (mesurée au bord antérieur de C). Le renflement nasal est fortement marqué; le profil général du crâne rappelle beaucoup celui de *bembanicus* figuré par Senna (1914, p. 2). La largeur zygomatique est égale ou inférieure à la largeur mastoïde. Le rapport largeur zygomatique sur longueur C-M^3 est nettement inférieur (1,26) à celui mesuré sur *capensis* (1,38 à 1,41), et *simulator-bembanicus*

Rhinolophus adami, en millimètres

	Type ♀ ad. 12/8G	♂ ad. 1129.84	♀ subad. 3/8G	♀ subad. 8/8G
Avant-bras	49	49	47	47
3e doigt, métacarpe	33,5	33	32	32
— 1re phal.	15,5	16	14,5	15
— 2e phal.	26,5	28	25	25,5
4e doigt, métacarpe	37	37	35,5	35,5
— 1re phal.	8,5	8,5	8	8
— 2e phal.	16	16,5	15	16
5e doigt, métacarpe	36,5	36,5	34,5	35,5
— 1re phal.	10,5	11	10	11
— 2e phal.	14,5	15	13	15
Queue (de l'anus)	28	27	24	26
Tibia	19,5	19,5	18	18
Pied (avec griffes)	9	9	8,5	9
Oreille	25	26	25	25
Feuille nasale, longueur	15	16	15	15
Largeur fer à cheval	9	8,5	9	9
Hauteur de la selle	3,5	3,3	3,3	3,5
Largeur de la selle:				
à la base	3,2	3,5	3,1	3
au milieu	2,4	2,4	2,2	2,2
au sommet	2,5	2,8	2,4	2,5

	Type ♀ 12/8G	♂ 1129.84
Crâne:		
Longueur totale (C)	20,3	20,6
Longueur condylobasale (C)	18,1	18,7
Longueur basale (C)	16,2	(16,7)
Longueur palatale (C)	6,2	6,5
Longueur palation-basion	10	10,2
Longueur pont palatal (au milieu)	2,8	3
Longueur rangée dentaire C-M^3	7,4	7,6
Longueur rangée dentaire P^4-M^3	5,2	5,4
Longueur C-P^4 (pointes)	2	2
Largeur zygomatique	9,3	(9,6)
Largeur mastoïde	9,8	9,6
Largeur interorbitaire	2,5	2,5
Largeur M^3-M^3	6,9	6,9
Largeur C-C (à la base)	4,8	5,1
Largeur C-C (pointes)	3,8	4,3
Longueur mandibule (condyle-I_1)	13,3	—
Longueur rangée dentaire I_1-M_3	8,5	—
Longueur rangée dentaire C-M_3	7,6	—

(1,30 à 1,40); ce rapport illustre particulièrement bien cette étroitesse du crâne. le pont palatal, mesuré au milieu, est remarquablement long et comparable à celui de *simulator-bembanicus :* il constitue les 38 à 39,5% de la longueur C-M^3, alors que chez *capensis* il ne représente que les 34 à 35% (*simulator :* 38,5%; *bembanicus* 42,5%). Le milieu du bord antérieur du pont palatal arrive au niveau du bord antérieur de M^1; le point médian du bord postérieur se situe entre M^2 et M^3. Un long pont palatal est un caractère archaïque chez les *Rhinolophus.* Dans notre nouvelle espèce, cette ancienneté se manifeste aussi dans la denture.

Au maxillaire supérieur, P^2 est situé dans la rangée dentaire et sépare nettement C de P^4; les pointes de C et P^4 sont séparées de 2 mm. La hauteur de P^2 atteint ou dépasse légèrement le cingulum de C.

Au maxillaire inférieur, P_3 est inséré sur le bord externe de la rangée dentaire et sépare P_2 de P_4. P_2 est remarquablement petit; cette dent n'atteint pas la moitié de la hauteur de P_4 et rappelle, par ce caractère, *R. alticolus.*

REMARQUES. — Il est curieux de constater la découverte dans une région géographique restreinte — l'ancienne AEF — de deux espèces nouvelles de *Rhinolophus* en l'espace d'une dizaine d'années. *R. silvestris,* décrit en 1959, est une espèce bien individualisée ayant son plus proche parent dans une espèce orientale, *deckeni.* La nouvelle espèce *R. adami* est proche, elle, de deux formes d'Afrique du Sud-Est, deux formes que plusieurs auteurs pensent devoir être synonymes: *simulator* et *bembanicus. R. bembanicus* n'est connu que par le type, provenant de Zambie. *R. simulator* a été signalé en Tanzanie, au Malawi, en Zambie, au Katanga (?), en Rhodésie, au Mozambique, au Botswana et en République d'Afrique du Sud (Transvaal et Natal).

Afin de pouvoir comparer facilement notre nouvelle espèce à ses plus proches parents, nous avons divisé les espèces africaines du groupe *ferrumequinum* en deux sous-groupes ainsi définis:

Groupe ferrumequinum : connectif à sommet arrondi et bas, ne dépassant pas ou seulement de peu le procès vertical de la selle. Largeur du fer à cheval inférieure à 9 mm (atteignant exceptionnellement 9 mm).

Sous-groupe ferrumequinum : P^2 externe ou absent. C et P^4 en contact ou presque: espèces: *ferrumequinum, augur, darlingi, clivosus.*

Sous-groupe capensis : P^2 dans la rangée dentaire, séparant nettement C de P^4: espèces: *capensis, alticolus, denti, swinnyi, simulator, bembanicus, adami.*

Les espèces de ce dernier sous-groupe sont distinguées dans la clé dichotomique suivante:

1. Feuille nasale grande: fer à cheval de 8,5 à 9 mm, largeur de la selle à la base 3 à 3,5 mm. Palais osseux (pont palatal) long: le milieu de son bord antérieur arrive au niveau du bord antérieur

de M^1. Crâne long et étroit: sa plus grande largeur est inférieure à la moitié de sa longueur. Avant-bras 49 mm. Crâne 20,3 à 20,6 mm . . . . *adami*

1. Feuille nasale plus petite: largeur du fer à cheval ne dépassant pas 8,3 mm, généralement beaucoup moins . . . . 2.

2. Avant-bras 46,5 à 51,5 mm. Crâne 19,5 à 21,3 mm. C-M^3 7,1 à 7,8 mm. Palais osseux court (C et P^4 sont parfois en contact à l'intérieur, mais P^2, toujours présent, est situé dans la rangée dentaire) . . . . *capensis*

— Avant-bras 37,5 à 48,5 mm, généralement inférieur à 46 mm. Crâne 16,8 à 19,5 mm. C-M^3 5,8 à 7 mm . . . . 3.

3. Palais osseux (pont palatal) long, comme chez *adami*. Avant-bras 42 à 45,5 mm. Crâne 17,7 à 19 mm. C-M^3 6,5 à 7 mm 4.

— Palais osseux court: le milieu de son bord antérieur arrive tout au plus au niveau du tiers antérieur de M^1 . . . . 5.

4. Largeur du fer à cheval 7 mm. Procès vertical de la selle fortement rétréci au milieu . . . . *bembanicus*

— Largeur du fer à cheval 8 à 8,3 mm. Procès vertical de la selle peu rétréci au milieu . . . . *simulator*

5. Crâne 18,4 à 19,5 mm. Lancette non acuminée, à bords droits. Avant-bras 42,5 à 48,5 mm . . . . *alticolus*

— Crâne 18 mm ou moins. Lancette généralement acuminée, à bords concaves. Avant-bras 37,5 à 45 mm . . . . 6.

6. C-M^3 5,8 à 6,1 mm. Lancette à bords droits ou un peu concaves. Avant-bras 37,5 à 41,5 mm . . . . *denti*, s. l.

— C-M^3 6,2 à 6,5 mm. Lancette acuminée, à bords nettement concaves. Avant-bras 40 à 44 mm . . . . *swinnyi*, s. l.

Hipposideros caffer (Sundevall)

Rhinolophus caffer Sundevall, Öfvers. K. Vetensk. Akad. Förhandl., Stockholm 3 (4): 118, 1846. Près de Durban, République Sud-Africaine.

Grotte de Meya-Nzouari, 26.7.1963 — 2 ♂♂, 2♀♀ — coll. Tauffleib (2661) — MG 1074.20 à 23.

Grotte de Matouridi, 25.4.1963 — 2 ♂♂, 1 ♀ — coll. Tauffleib (2606) — MG 1074.24 à 26.

Grotte de Loudima, 19.6.1964 — 7♂♂, 4 ♀♀ — coll. Tauffleib (3403-2, 3403-3) — MG 1074.27 à 37.

Grotte de Loudima, 25.4.1963
Grotte de Doumboula, 19.6.1964 } 52 ♂♂, 17 ♀♀ — coll. Adam — MP.
Grotte de Meya-Nwadi, 2.9.1964
Grotte de Meya-Nzouari, 29.11.66 — ♀ juv. — coll. Adam (505 A) — MP.
Grotte de Kimanika, 9.1.1967 — 1 ♂, 1 ♀, 1 ♀ immat. — coll. Adam (11, 13, 15/8G) — MP.

Hipposideros caffer, en millimètres — Spéc. ad.

	Nombre de mensurations	Minimum	Maximum	Moyenne
Avant-bras	80	45	49,6	47,8
3e doigt, métacarpe	5	33,5	37,1	35
— 1re phal.	5	14,5	16	15
— 2e phal.	5	17	20	19
4e doigt, métacarpe	5	32	36	34
— 1re phal.	5	10	12	11
— 2e phal.	5	8	9	9
5e doigt, métacarpe	5	28	33	35,5
— 1re phal.	5	12	13	12,5
— 2e phal.	5	9	10,5	10
Tibia	11	18	20	19
Crâne:				
Longueur totale (C)	7	17,6	18,1	17,9
Largeur zygomatique	7	9,6	10,1	9,8
Largeur mastoïde	4	9,3	9,7	9,4
Largeur M^3-M^3	7	6,3	6,8	6,5
Rangée dentaire C-M^3	7	6,3	6,9	6,5
Longueur mandibule	7	11,1	11,7	11,3
Rangée dentaire I-M_3	7	7,1	7,7	7,4

Dans cette importante série, les femelles sont en moyenne un peu plus grandes que les mâles. C'est une règle assez générale chez les Rhinolophoidea qu'une taille légèrement plus forte avantage les femelles.

Le pelage des représentants de cette série oscille entre un gris brun terne et un rougeâtre orangé brillant. Tous les intermédiaires existent. La couleur du pelage, variable semble-t-il chez un même individu, suivant l'état de la mue, n'a pas de valeur systématique chez les chiroptères troglophiles tropicaux.

La population d'*Hipposideros caffer* du bas Congo, à laquelle appartient cette série de spécimens, présente deux particularités: l'homogénéité et la petite taille. Dans le nord du Gabon et au Cameroun, nous avons constaté (Aellen, 1952;

Brosset, 1966 *c* et inédit) que cette espèce présentait des populations polymorphes, avec des individus dont les caractères répondent à la diagnose des sous-espèces décrites comme différentes: *c. caffer* (Sundevall), *c. angolensis* (Seabra), *c. guineensis* Andersen, *c. ruber* (Noack).

Notre série semble correspondre à la population qui habite la région côtière du sud du Cameroun et que l'un de nous (Aellen, 1952) a étudiée et nommée *c. guineensis.* En fait, cette désignation n'avait été attribuée qu'avec doute, et au vu de nos connaissances actuelles, nous jugeons maintenant plus prudent de ne pas désigner la population du Kouilou par un nom subspécifique. En effet, les spécimens de notre série — et aussi ceux de Campo et Dipikar du sud du Cameroun — appartiennent à une population relativement très petite, dont les dimensions sont inférieures à celles données classiquement pour la forme *guineensis*, l'une des plus petites décrites pour l'ouest de l'Afrique.

Malgré les travaux récents de Hill (1963), Lawrence (1964), Koopman (1965, 1966), etc., la question difficile des formes ou espèces renfermées sous le nom général de *Hipposideros caffer* est loin d'être tranchée. Les divergences surgissent selon les conceptions des auteurs et les régions considérées.

Les caractères invoqués par Miss B. Lawrence, concernant la feuille nasale, ne nous paraissent pas suffisamment nets pour permettre une distinction entre les formes. Mais, d'autres caractères, tirés aussi de l'expansion foliacée du nez, pourraient peut-être être utilisés; nous pensons en particulier à la paire de petites languettes verticales antéro-latérales aux narines, qui nous ont paru assez peu variables dans une population donnée, mais bien différentes d'une population à l'autre.

H. caffer est sans doute le plus fréquent et le plus largement répandu des chiroptères africains. Il semble arrivé à ce point de l'évolution où s'actualisent dans certaines populations les facteurs de diversification qui peuvent conduire à la formation et à la ségrégation de formes nouvelles. Le phénomène, toutefois,n'est pas général dans toute l'aire de répartition de l'espèce, et la diversification ne touche que certaines populations et non d'autres, soit que chez ces dernières le processus soit terminé et les formes différentes ségrégées et stabilisées, soit que le processus diversificateur ne s'y soit pas manifesté. Il existe chez les oiseaux et les mammifères de la région congolaise des phénomènes identiques dont la compréhension exacte pourrait sans doute contribuer à éclaircir le problème des sous-espèces, chez des formes en pleine expansion évolutive.

Très fréquemment signalé au Congo-Kinshasa et au Gabon, *H. caffer* n'a été cité au Congo-Brazza que très peu de fois: Kinkala et Mouyondzi (Malbrant et Maclatchy, 1949, sous le nom de *H. c. centralis*), grotte de Matouridi (matériel étudié ici) (Tauffljeb, 1962, sous le nom de *H. caffer*) et grotte de Meya-Nzouari (matériel étudié ici) (Adam et Vattier, 1967, sous le nom de *H. caffer angolensis*).

Triaenops persicus majusculus, subsp. nov.

TYPE. — ♂ adulte, en alcool. Grotte de Doumboula, Loudima, République du Congo, 19.6.1964; coll. J.-P. Adam. Muséum de Paris 1968-412.

PARATYPES. — 5 ♂♂ ad., 5 ♀♀ ad. Mêmes lieu, date et coll. que le type. Muséum de Paris.

4 ♂♂ ad., 2 ♀♀ ad. Mêmes lieu et date que le type, coll. Taufflieb (3403-1, 3403-4). Muséum de Genève 1074.41 à 46.

2 ♀♀ ad. Grotte de Meya-Nzouari, 29.11.1966, coll. Adam (503 A, 504 A). Muséum de Paris.

DIAGNOSE. — Semblable à *Triaenops persicus afer* Peters, mais plus grand: avant-bras 53,4 à 60,1 mm (moyenne 55,0 mm), crâne, longueur totale 18,9 à 21,2 mm (moyenne 20,4 mm).

DESCRIPTION. — Les spécimens de notre série ont été comparés à des *T. persicus afer* du Muséum de Paris, provenant de Zanzibar. Ils sont semblables, sauf pour les dimensions, qui sont plus grandes dans la nouvelle sous-espèce (cf. tableau ci-dessous).

Le caractère invoqué par DORST (1948: 18) pour séparer *afer* de *persicus*, soit le prolongement lancéolé de la selle bifide chez le premier, unicuspide chez le second, ne nous paraît pas très valable, bien que nous n'ayons pas eu à notre disposition des *persicus* typiques. Dans notre série du Congo et sur les exemplaires de Zanzibar, cette lancette présente un bord supérieur très oblique, droit ou légèrement concave, ce qui détermine parfois un semblant de deux pointes. La variabilité de ce caractère n'avait d'ailleurs pas échappé à DOBSON (1879: 717), qui ne trouve aucune différence importante entre ces deux formes.

Il nous paraît superflu de reprendre ici une description détaillée de notre nouvelle forme, car nous ne ferions que répéter ce qu'ont dit plusieurs auteurs sur *persicus sensu lato*. Le lecteur pourra se référer aux descriptions originales et à celles de TATE (1941), de DORST (1948), de HARRISON (1955, 1963, 1964).

Actuellement, le statut taxonomique et la répartition géographique des formes du genre *Triaenops* sont les suivants [1]:

Triaenops Dobson, 1871
- *furcula* Trouessart, 1906: Madagascar
- *rufus* Milne-Edwards, 1881: Madagascar
- *humbloti* Milne-Edwards, 1881: Madagascar
- *persicus* Dobson, 1871

[1] Nous ne trouvons nulle part trace du « *Triaenops furinea* Trouessart — Aldabra Islands », cité par TATE (1941: 3). Cette espèce n'est pas reprise dans les travaux ultérieurs, comme ceux de DORST et de HARRISON.

persicus Dobson, 1871: Perse
macdonaldi Harrison, 1955: Oman
afer Peters, 1877: Aden, ex-Somaliland, Kenya, Tanzanie, Zanzibar, Mozambique
majusculus, subsp. nov.: Congo (Brazzaville)

Dans sa révision, DORST (1948) considère encore *afer* comme spécifiquement distinct de *persicus*. Mais, HARRISON (1964), qui est certainement l'auteur qui a examiné le plus de matériel de *persicus s. l.*, admet que *afer* n'est qu'une sous-espèce de *persicus*, suivant en cela la notion ancienne de DOBSON (1879).

D'après les descriptions et mensurations publiées, les quatre sous-espèces aujourd'hui reconnues de *Triaenops persicus* se distinguent avant tout par leur taille:

Triaenops persicus, en millimètres

	Avant-bras			Crâne, longueur condylobasale		
	Moyenne	Minimum	Maximum	Moyenne	Minimum	Maximum
p. persicus . . .	51,6	50,8	52,4	17,5	—	—
p. macdonaldi . .	49,4	47,1	51,6	16,6	16,2	17,2
p. afer	52,8	49	55,8	17,6	16,6	18,3
p. majusculus . .	55	53,4	60,1	18,2	16,9	18,7

Précisons encore que dans notre nouvelle sous-espèce la première prémolaire supérieure (P^2) est située dans la rangée dentaire, sur le bord externe, et sépare nettement la canine (C) de la deuxième prémolaire (P^4). Cela correspond à la figure de *T. afer* donnée par DORST (1948: fig. 2 C).

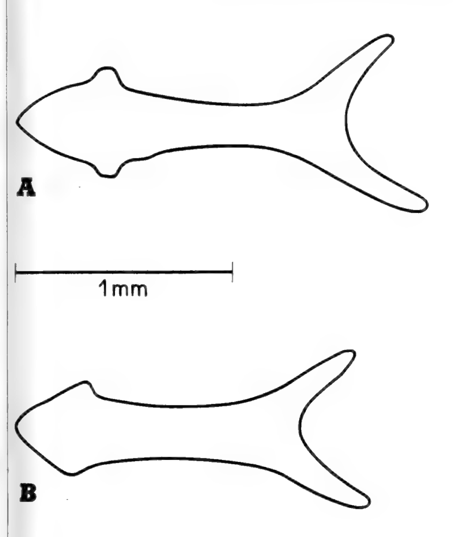
Il nous paraît intéressant, d'autre part, d'étudier l'os pénien de notre nouvelle sous-espèce, puisque celui de la forme la plus voisine, soit *T. persicus afer*, est déjà connu et peut servir de comparaison (MATTHEWS, 1941).

La forme générale est assez semblable, mais l'extrémité proximale est sagittée et non lancéolée. Cependant, la différence la plus remarquable est la taille: chez *p. afer*, le baculum mesure 2,8 mm, selon la figure 15 D de MATTHEWS; il n'atteint pas 2 mm chez *p. majusculus* (1,88 et 1,57 mm sur deux spécimens examinés).

REMARQUES. — La présence d'un *Triaenops* au sud de la République du Congo est une donnée inattendue. En effet, le genre passait pour typiquement oriental. Cette notion classique est à revoir. En fait, ces chiroptères ont dû pousser vers l'ouest, à partir du Zanzibar et de la Tanzanie, et à travers le couloir écologique constitué par les lisières méridionales du Massif congolais, des populations dont

Triaenops persicus majusculus, en millimètres

	Type ♂ MP 1968-412 Phase brune	♂ MP 19-04-64-24 Phase brune	♂ MG 1074.41 Phase rouge	♂ MG 1074.42 Phase brune	♂ MG 1074.43 Phase brune	♂ MG 1074.44 Phase brune	♀ MP 19-06-64-04 Phase orangée	♀ MG 1074.45 Phase brune	♀ MG 1074.46 Phase brune
Avant-bras	55,5	60,06	57,5	54	57	54	53,4	55	54,5
3e doigt, métacarpe	43	45	46	44	44	43,5	39	42,5	42,5
— 1re phal.	15	16	16	14,5	15	15,5	14	15,5	14,5
— 2e phal.	22	20	21,5	20,5	21	20,5	20	20,5	20,5
4e doigt, métacarpe	38	40	41	39,5	39,5	39	36	38,5	37,5
— 1re phal.	11	12	11,5	11	11,5	11	11	10,5	11
— 2e phal.	9	9	9,5	9	9	9	8	9	9
5e doigt, métacarpe	31	33	33,5	32,5	31,5	31	28	31,5	31
— 1ere phal.	15	16	15	14,5	15,5	14,5	15	15	15
— 2e phal.	10	12	11,5	10,5	11	11	10	10,5	10,5
Tibia	19,4	21,4	20	19,5	20,5	20	18	19	20
Pied	...	...	10,5	10,5	11	10,5	...	10,5	10,5
Queue	...	...	36	33	35	37	...	32	35
Crâne:									
Longueur totale (I)	...	...	21,1		21,1	21,2	...	19,4	
Longueur totale (C)	20	21,1	20,3		20,5	20,6	18,9	18,8	
Long. condylobasale (L)	...	...	18,7		18,7	18,7	...	16,9	
Long. condylobasale (C)	...	...	17,7		17,8	17,8	...	16,4	
Largeur zygomatique	9	9,2	9,6		9,5	9,4	8,7	9	
Largeur mastoïde	...	...	9,3		9,3	9,2	...	8,7	
Largeur interorbitaire	...	...	2,8		3,2	2,9	...	2,9	
Largeur M^3-M^3	7,8	7,2	6,9		7,3	6,9	7,1	6,6	
Longueur rangée dentaire C-M^3	7,1	7,4	7,1		7,5	7,2	7,3	6,6	
Longueur mandibule	13	13	13,3		13,1	13,2	11,7	12,3	
Longueur rangée dentaire I-M_3	9	9	8,3		8,6	8,5	8,3	7,7	



l'extrême pointe de répartition se situe près de l'Atlantique. On peut penser qu'une exploration plus complète des régions intermédiaires conduirait à la découverte de nouveaux jalons illustrant cette progression des *Triaenops* vers l'occident. C'est du reste la forme qui peuple l'Afrique orientale qui est la plus proche de notre nouvelle sous-espèce.

FIG. 2.
Triaenops persicus majusculus, subsp. nov.
Baculum.
A. Spécimen MG 1074.43; B. Spécimen MG 1074.44.

Myotis megalopus (Dobson)

Vespertilio megalopus Dobson, Ann. Mag. nat. Hist. (4) 16: 261, 1865. Gabon.
Grotte de Loudima (sans date) — 1 ♀ — coll. Adam — IRSC.

La calosité du pouce est bien marquée. Les deux dernières vertèbres caudales dépassent de la membrane interfémorale. Les teintes du pelage sont les suivantes: sous-poil brun sombre; sur le dessus, l'extrémité des poils est châtain clair, dessous, elle est gris clair. La ressemblance avec *Myotis daubentoni* d'Eurasie est frappante, comme l'avait déjà remarqué DOBSON.

Myotis megalopus restait une espèce quasi mythique, connue seulement par sa description originale (le type et un paratype), décrite il y a bientôt un siècle et provenant du Gabon. La description de DOBSON est très claire et s'applique parfaitement à notre spécimen.

Le statut taxonomique a été longtemps rendu confus par THOMAS. On peut résumer l'historique de cette espèce ainsi:

En 1872, DOBSON décrit un *Vespertilio macropus* du Cachemire. Comme ce nom est préoccupé par *Vespertilio macropus* Gould, 1854 (d'Australie), DOBSON propose en 1873 de lui substituer le nom nouveau de *longipes*. En 1875, DOBSON décrit une nouvelle espèce, sous le nom de *Vespertilio megalopus*, dont la localité typique est « Gaboon ». Dans sa monographie de 1878, DOBSON maintient ses deux espèces qu'il distingue parfaitement et dont il donne pour chacune une figure de l'oreille; *megalopus* est représenté par 2 ♂♂ du Gabon. C'est THOMAS (1915) qui vient jeter le doute dans les esprits lorsqu'il déclare qu'après examen des types de *megalopus* et *longipes*, ces deux espèces sont identiques et que le nom de *longipes* seul est valable.

Myotis megalopus, en millimètres

	♀ — Congo		♂ — Gabon Type DOBSON, 1875
Tête + corps	48		41,9
Avant-bras	37,2		36,8
3e doigt, métacarpe	34	55	58,4
— 1re phal.	12		
— 2e phal.	9		
4e doigt, métacarpe	33	52	—
— 1re phal.	9		
— 2e phal.	10		
5e doigt, métacarpe	32	49	48,3
— 1re phal.	9		
— 2e phal.	8		
Tibia	17,5		15,2
Pied (sans griffes)	9		—
Pied (avec griffes)	—		10,2
Queue	38		40,6
Crâne:			
Longueur totale	14,9		
Largeur zygomatique	9,5		
Largeur M^3-M^3	6,4		
Rangée dentaire C-M^3	6,5		
Longueur mandibule	10,8		
Rangée dentaire I-M_3	7,3		

Jusqu'à la trouvaille récente de J.-P. Adam, on n'avait pas repris ce peti *Myotis*. Il nous paraît que les données de DOBSON sont exactes, et que par consé quent l'espèce africaine doit s'appeler *Myotis megalopus* (Dobson, 1875) e l'espèce asiatique *Myotis longipes* (Dobson, 1873). Dans le synopsis des espèce du genre *Vespertilio*, DOBSON (1878) place son *V. longipes* à côté de *V. capaccini* et son *V. megalopus* à côté de *V. daubentoni*. Ces notions nous paraissent encor très valables; nous avons vu que *megalopus* est effectivement une espèce trè proche de *daubentoni*, alors que *longipes* est indiqué comme très voisin de *capaccini* par MEYER-ŒHME (1965) qui a récemment examiné plusieurs spécimens d'Afgha nistan.

Au vu de son anatomie, on peut supposer que *M. megalopus*, comme le autres espèces du sous-genre *Leuconoe*, chasse des proies plus ou moins aquati ques, au-dessus de l'eau. La grotte de Loudima est d'ailleurs proche d'un rivière.

Eptesicus tenuipinnis (Peters)

Vesperus tenuipinnis Peters, Monatsber. K. Preuss. Akad. Wiss. Berlin: 263, 1872. Guinée.

Brazzaville, 11.11.1964 — 1 ♀ immat., coll. Taufflieb (3398) — IRSC.

Cette espèce à large répartition géographique a déjà été signalée quelques fois à Brazzaville: POUSARGUES (1896), BROSSET (1966 *a*).

Pipistrellus nanus (Peters)

Vespertilio nanus Peters, Reise n. Mossamb., Säugeth.: 63, 1852. Inhambane, Mozambique.

Grotte de Loudima (sans date) — 1 spécimen, coll. Adam — MP.

L'exemplaire est semblable à ceux que nous avons collectés au Gabon. Probablement très commune partout, cette espèce est inféodée écologiquement aux bananiers, dont elle colonise les bourgeons terminaux.

Notre spécimen aurait été pris dans une grotte, ce qui constitue une localisaion anormale pour cette espèce [1].

P. nanus a déjà été signalé à plusieurs reprises dans le Congo-Brazzaville.

Miniopterus minor Peters

Miniopterus minor Peters, Monatsber. K. Preuss. Akad. Wiss. Berlin 1866: 885, 1867. Côte de Zanzibar.

Grotte de Meya-Nzouari, 7.1961 — 2 ♂♂, 1 ♀, coll. Taufflieb (1644) — MG 1074.11 à 13.

Grotte de Loudima, 2.9.1964 — 1 ♀ immat., coll. Taufflieb (3413 *b*) — IRSC.

Grotte du Viaduc
Grotte de Doumboula } 6 ♂♂, 10 ♀♀, coll. Adam — MP.
Grotte de Mpasa

HAYMAN (1954) a fait connaître ce petit minioptère de Thysville (Congo-Kinshasa). On sait que l'espèce *minor* comprend actuellement quatre sous-espèces, oit:

---

[1] PAULIAN et GRJEBINE (Natural. malgache 1953) signalent la trouvaille de *Pipistrellus nanus* dans des grottes de la réserve de Namoroka, à Madagascar.

minor Peters, 1867 — Afrique orientale et (?) bas Congo
manavi Thomas, 1906 — Madagascar
fraterculus Thomas et Schwann, 1906 — Afrique du Sud
griveaudi Harrison, 1959 — Grande Comore.

Miniopterus minor, en millimètres

	Nombre de mensurations	Minimum	Maximum	Moyenne
Avant-bras	19	37,2	39,8	38,8
3e doigt, métacarpe	8	32,5	34	33,5
— 1re phal.	8	9	10,5	9,8
— 2e phal.	8	24	32	27,1
4e doigt, métacarpe	8	30	33	32,4
— 1re phal.	8	6,5	9	7,3
— 2e phal.	8	13	15	14,3
5e doigt, métacarpe	8	28,5	30,5	29,4
— 1re phal.	8	7	9	8,1
— 2e phal.	8	5	8	6,6
Tibia	8	15	15,9	15,3
Crâne:				
Longueur totale	6	13,6	14,3	14
Largeur zygomatique	6	7,6	7,7	7,6
Largeur M^3-M^3	6	5,5	5,8	5,7
Rangée dentaire C-M^3	6	5,1	5,5	5,3
Longueur mandibule	6	9,7	10,3	10
Rangée dentaire I-M_3	6	6,3	6,6	6,4

D'après les mensurations publiées, en particulier celles de HARRISON (1959), c'est de la forme typique que nos exemplaires se rapprochent le plus: *manavi* et *griveaudi* sont plus petits, *fraterculus* est plus grand. Nos miniotères du Congo semblent à peine plus grands que *m. minor*. Si l'on devait les séparer de celui-ci en tant que sous-espèce particulière, il est probable que le nom de *newtoni* devrait leur être attribué. *Miniopterus newtoni* Bocage (1889) n'est connu que par sa description originale basée sur des spécimens de l'île de Saint-Thomé, mais les quelques mensurations publiées (malheureusement aucune du crâne) correspondent parfaitement à celles de nos exemplaires.

Nous croyons donc pouvoir ajouter, au moins provisoirement, à la liste des formes de *Miniopterus minor* une cinquième sous-espèce:

newtoni Bocage, 1889 — Ile de Saint-Thomé et (?) bas Congo.

Il s'agit encore d'un chiroptère dont les affinités orientales sont évidentes. A partir de l'est et du sud de l'Afrique, cette espèce a dû peupler la bordure méridionale du massif forestier congolais, jusqu'à l'île de Saint-Thomé, située dans l'Atlantique au large du Gabon. Cependant, ce minioptère ne semble pas pénétrer dans le massif forestier proprement dit, que peuple une espèce différente, *Miniopterus inflatus*. En effet, nous n'avons jamais rencontré *Miniopterus minor*, espèce troglophile, dans les nombreuses cavités souterraines que nous avons explorées au Gabon, au Cameroun et dans le nord de la République du Congo. EISENTRAUT (1963, 1964) et VERSCHUREN (1957) ne le signalent pas davantage au nord de l'Equateur.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ADAM, J.-P. et G. VATTIER. 1967. *« Bittori » laboratoire souterrain de l'O.R.S.T.O.M. en Afrique intertropicale (République du Congo).* Spelunca (4), Mém. 5: 220-222.

AELLEN, V. 1952. *Contribution à l'étude des chiroptères du Cameroun.* Mém. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 8: 1-121.

— 1956. *Speleologica africana. Chiroptères des grottes de Guinée.* Bull. IFAN 18 A: 884-894.

— 1959. *Chiroptères nouveaux d'Afrique.* Arch. Sci., Genève 12 (2): 217-235.

ANDERSEN, K. 1912. *Catalogue of the Chiroptera in the collection of the British Museum, 2e edit. I. Megachiroptera.* London: CI+854 pp.

BOCAGE, J. V. BARBOZA DU. 1889. *Chiroptères de l'île de Saint-Thomé.* J. Sci. math. phys. nat. Lisboa (2) 1 (3): 197-199.

BROSSET, A. 1966*a*. *Contribution à la faune du Congo (Brazzaville). Mission A. Villiers et A. Descarpentries. XX. Chiroptères.* Bull. IFAN 28 A: 362-370.

— 1966*b*. *La biologie des chiroptères.* Paris: VII+ 240 pp.

— 1966*c*. *Les chiroptères du Haut-Ivindo (Gabon).* Biol. gabon. 2 (1): 47-86.

DOBSON, G. E. 1878. *Catalogue of the Chiroptera in the collection of the British Museum.* London: XLII + 567 pp.

— 1879. *Notes on some Species of Chiroptera from Zanzibar, with Descriptions of new and rare Species.* Proc. zool. Soc. London 1879: 715-719.

DORST, J. 1948. *Les chiroptères du genre Triaenops Dobson (Hipposidérinés).* Mammalia 12: 15-21.

EISENTRAUT, M. 1959. *Der Rassenkreis Rousettus aegyptiacus E. Geoff.* Bonn. zool. Beitr. 10 (3-4): 218-235.

— 1960. *Zwei neue Rhinolophiden aus Guinea.* Stuttgarter Beitr. Naturk. 39: 1-7.

— 1963. *Die Wirbeltiere des Kamerungebirges.* Hamburg et Berlin: 353 pp.

— 1964. *La faune de chiroptères de Fernando-Po.* Mammalia 28: 529-552.

— et H. KNORR. 1957. *Les chauves-souris cavernicoles de la Guinée Française.* Mammalia 21: 321-340.

HARRISON, D. L. 1955. *On a collection of mammals from Oman, Arabia, with the description of two new bats.* Ann. Mag. nat. Hist. (12) 8: 897-910.

— 1959. *A new subspecies of lesser long-winged bat Miniopterus minor Peters, 1867, from the Comoro Islands.* Durban Mus. Novit. 5 (15): 191-196.

HARRISON, D. L. 1963. *On the occurence of the leaf-nosed bat Triaenops afer Peters, 1877, in Mozambique.* Durban Mus. Novit. 7 (3): 71-72.

— 1964. *The mammals of Arabia. Volume I.* London: XX + 192 pp.

HAYMAN, R. W. 1954. *Notes on some African Bats, mainly from the Belgian Congo.* Rev. Zool. Bot. afr. 50 (3-4): 277-295.

— X. MISONNE, W. VERHEYEN et V. AELLEN. 1966. *The bats of the Congo and of Rwanda and Burundi.* Ann. Mus. roy. Afr. centr. In-8 — Zool. 154: 105 pp.

HILL, J. E. 1963. *A revision of the genus Hipposideros.* Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Zool. 2 (1): 129 pp.

KOOPMAN, K. F. 1965. *Status of forms described or recorded by J. A. Allen in « The American Museum Congo Expedition Collection of Bats ».* Amer. Mus. Novit. 2219: 34 pp.

— 1966. *Taxonomic and distributional notes on southern African bats.* The Puku 4: 155-165.

KUHN, H.-J. 1962. *Zur Kenntnis der Microchiroptera Liberias.* Zool. Anz. 168 (5/6): 179-187.

— 1965. *A provisional check-list of the mammals of Liberia.* Senck. biol. 46 (5): 321-340.

KULZER, E. 1962. *Fledermäuse aus Tanganyika.* Z. Säugetierk. 27 (3): 164-181.

LAWRENCE, B. 1964. *Notes on the Horseshoe Bats Hipposideros caffer, ruber and beatus.* Breviora 207: 5 pp.

— et A. NOVICK. 1963. *Behavior as a taxonomic clue: relationships of Lissonycteris (Chiroptera).* Breviora 184: 16 pp.

MALBRANT, R. et A. MACLATCHY. 1949. *Faune de l'Equateur Africain Français. II. Mammifères.* Encycl. biol. 36: 323 pp.

MATTHEWS, L. H. 1941. *Notes on the genitalia and reproduction of some African bats.* Proc. zool. Soc. London 111 B: 289-346.

MEYER-OEHME, D. 1965. *Die Säugetiere Afghanistans (Teil III). Chiroptera.* Science, Kabul: 42-58.

MONARD, A. 1939. *Résultats de la Mission scientifique du D^r Monard en Guinée Portugaise 1937-1938. III. Chiroptères.* Arq. Mus. Bocage 10: 49-80.

NOVICK, A. 1958. *Orientation in paleotropical bats. II. Megachiroptera.* J. exper. Zool. 137 (3): 443-460.

POUSARGUES, E. de. 1896. *Etude sur les Mammifères du Congo Français.* Ann. Sci. nat. Zool. (8): 129-416.

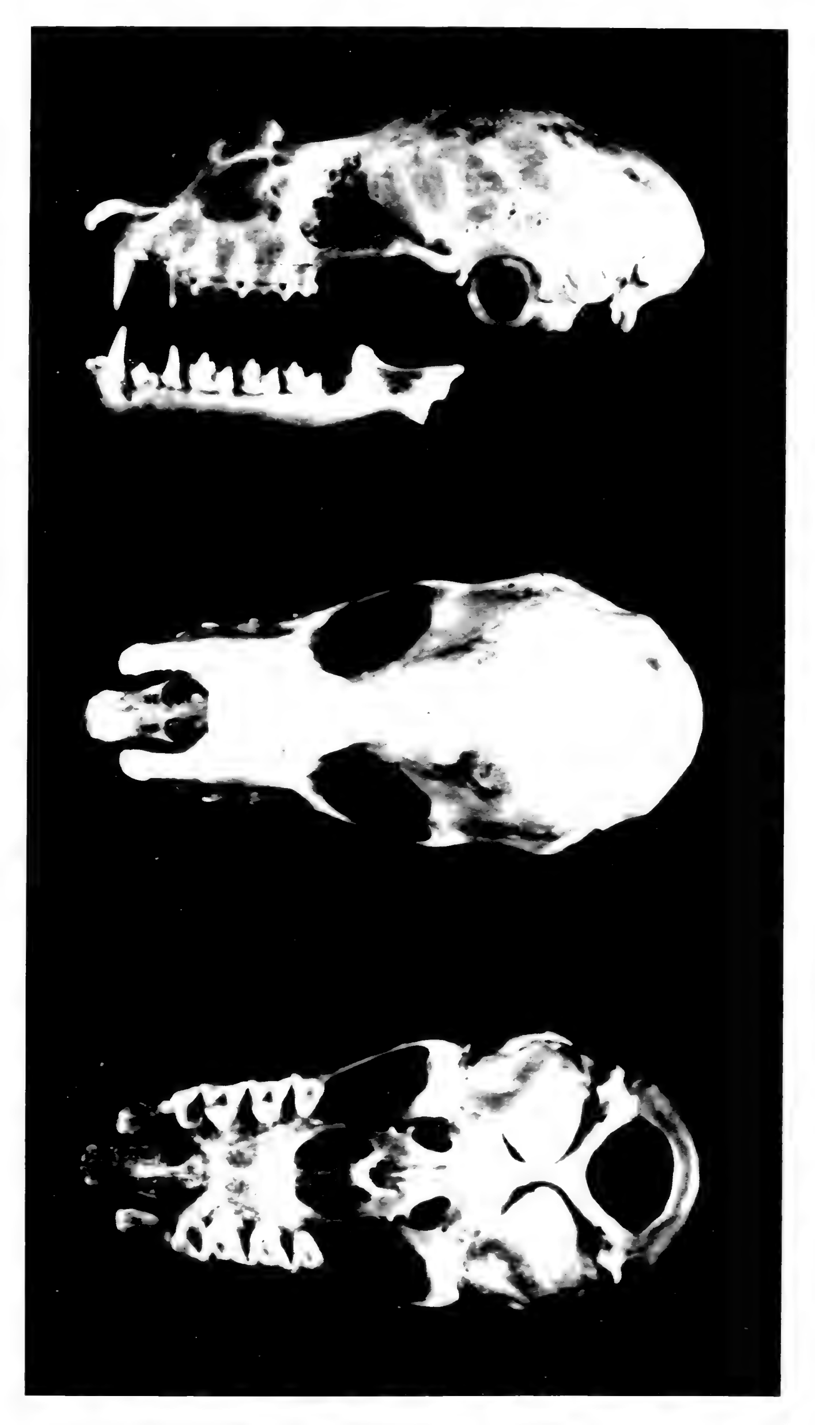
SENNA, A. 1914. *Chirotteri raccolti da S. A. R. La Duchessa d'Aosta nella regione dei grandi laghi dell'Africa equatoriale.* Annuar. Mus. zool. Univ. Napoli 4 (9): 1-8.

TATE, G. H. H. 1941. *Results of the Archbold Expeditions. No. 36. Remarks on some Old World Leaf-nosed Bats.* Amer. Mus. Novit. 1140: 11 pp.

TAUFFLIEB, R. 1962. *Acariens Mésostigmates actuellement connus en République du Congo (Acarina; Laelaptidae, Spinturnicidae).* Bull. Inst. Rech. scient. Congo 1: 109-113.

THOMAS, O. 1915. *Scientific Results from the Mammal Survey. No. X. — A. — The Indian Bats assigned to the genus Myotis.* J. Bombay nat. Hist. Soc. 23 (4): 607-612.

VERSCHUREN, J. 1957. *Ecologie, biologie et systématique des Chéiroptères.* Expl. Parc Nation. Garamba. Bruxelles 7: 473 pp.



Rhinolophus adami, sp. nov.

Type, ♀ ad.
(Photos G. Dajoz)

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 75 — FASCICULE 2

IMPRIMÉ EN SUISSE

Tome 75 Fascicule 2 1968

REVUE SUISSE
DE
ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

DE GENÈVE

V. AELLEN et A. BROSSET

Chiroptères du sud du Congo (Brazzaville)

Avec 1 planche et 2 figures dans le texte

GENÈVE

IMPRIMERIE KUNDIG

AOÛT 1968

Tome 75, n° 14 — Août 1968

Chiroptères du sud du Congo (Brazzaville)

par

V. AELLEN

et

A. BROSSET

Muséum d'Histoire naturelle de Genève
Laboratoire d'Ecologie générale du Muséum national d'Histoire naturelle
91 — Brunoy, France

Avec 1 planche et 2 figures dans le texte

Depuis quelques années, les entomologistes médicaux de l'ORSTOM, rattachés au Centre de Brazzaville, ont entrepris l'examen des mammifères sauvages de ce pays aux fins de savoir si certains d'entre eux ne constituaient pas les vecteurs ou les réservoirs de parasites dangereux pour l'homme. Ces recherches impliquaient au départ la capture et l'identification systématique des micro-mammifères peuplant le territoire étudié. Une collection assez considérable de chiroptères fut réunie par M. Adam. Les spécimens nous ont été remis pour étude, soit directement, soit par l'intermédiaire du professeur Bourlière et de M. Taufflieb.

Dans un travail séparé, J. P. Adam a bien voulu accepter de relater ses propres observations de terrain. Nous traiterons ici de la systématique des espèces en y joignant les considérations faunistiques qui nous ont paru intéressantes, laissant à J.-P. Adam le soin d'exposer les données écologiques.

L'intérêt des présentes collections est évident. La République du Congo reste une région d'Afrique où la faune fut peu prospectée. Alors que les chiroptères du Congo ex-belge, du Gabon, du Cameroun, ont fait l'objet de publications importantes, ceux de la République du Congo sont mal connus. Une récente publication de l'un de nous (Brosset, 1966 *a*) portait essentiellement sur des espèces frugivores et phytophiles, collectées par MM. Descarpenteries et Villiers. La collection Adam qui est étudiée ici porte au contraire presque toute sur des espèces insectivores troglophiles. Elle vient heureusement compléter ces premières données, et nous sommes désormais en mesure de connaître en gros la nature du peuplement en chiroptères de la partie sud de la République du Congo.

Cette partie du pays est précisément la plus intéressante par sa variété. En effet, à côté du massif forestier dont les espèces paraissent être celles de la forêt primaire congolaise, le pays présente tous les stades de la dégradation forestière, des savanes, une grande agglomération humaine, c'est-à-dire toute une gamme de milieux particuliers, propres à fixer des populations différenciées de chauves-souris. Bien plus, l'effet de lisière, qui se poursuit du Tanganyika à l'est, jusqu'à l'Atlantique à l'ouest, semble avoir créé le long de la bordure sud du grand massif forestier un couloir écologique qui a ouvert la voie, non seulement à la pénétration d'espèces méridionales, mais encore à celle d'espèces typiquement orientales. Grâce aux présentes collections, nous sommes en mesure de signaler non loin de l'Atlantique plusieurs espèces ou formes affines de celles qui peuplent les rives africaines de l'océan Indien.

En étendant ces notions à toute la côte du golfe de Guinée, on peut relever les espèces méridionales et orientales suivantes, qui depuis une trentaine d'années y ont été signalées, sous une forme identique ou un peu modifiée:

Coleura afra (Peters), de l'Afrique orientale, découvert d'abord en Angola, puis en Guinée portugaise (Monard, 1939) et en Guinée ex-française (Aellen, 1956), sous une forme nouvelle: *C. afra kummeri* Monard.

Miniopterus minor Peters, de l'Afrique orientale et méridionale *(M. minor fraterculus)*, trouvé à Thysville, dans le Bas-Congo (Hayman, 1954), et que nous signalons plus loin dans la République du Congo.

Rhinolophus deckeni Peters, de l'Afrique orientale, trouvé sous forme d'une espèce affine, *R. silvestris* Aellen (1959), au Gabon et au Congo ex-français (voir ci-dessous).

Rhinolophus denti Thomas, de l'Afrique du Sud, découvert en une sous-espèce peu différente en Guinée ex-française: *R. denti knorri* Eisentraut (1960).

Rhinolophus swinnyi Gough, de l'Afrique du Sud, signalé récemment à Banana, embouchure du Congo (Hayman et al., 1966).

Rhinolophus simulator Andersen — *bembanicus* Senna, de l'Afrique de l'Est et du Sud, trouvé dans la République du Congo, sous forme d'une espèce nouvelle affine (voir plus loin).

Triaenops persicus Dobson, de l'Asie du Sud-Ouest et de l'Afrique orientale, signalé dans ce travail comme sous-espèce nouvelle dans la République du Congo.

* * *

Le matériel a été réparti dans les trois instituts suivants:

ORSTOM, Laboratoire d'Entomologie, Institut de Recherches Scientifiques au Congo, Brazzaville (IRSC)

Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (MP)
Muséum d'Histoire naturelle, Genève (MG)

Nous remercions vivement MM. Adam, Bourlière et Taufflieb, grâce auxquels nous avons pu étudier cette collection, M^lle^ Gisèle Vattier, qui a précisé la provenance du matériel, M^me^ H. Genest-Villard, du Muséum de Paris, et M. J. E. Hill, du British Museum, qui nous ont aimablement envoyé en prêt du matériel de comparaison de leur musée.

Liste des localités, toutes situées dans la région du Kouilou

Brazzaville: 4° 16′ S / 15° 17′ E
Grotte de Doumboula, Loudima: 4° 15′ S / 13° 00′ E
Grotte de Kimanika: 3° 59' S / 14° 25′ E
Grotte de Loudima: 4° 15′ S / 13° 00′ E
Grotte de Matouridi: 3° 48′ S / 14° 29′ E
Grotte de Meya-Nwadi: à 3 km de Meya-Nzouari
Grotte de Meya-Nzouari: 3° 53′ 15″ S / 14° 31′ 30″ E
Grotte de Mpasa: 3° 51′ S / 14° 27′ E
Grotte de Mpoka: 3° 55′ S / 14° 30′ E
Pointe-Noire: 4° 48′ S / 11° 51′ E
Grotte du Viaduc, Loudima: 4° 15′ S / 13° 00′ E

Liste des espèces

La collection compte 206 spécimens, tous conservés en alcool et répartis dans les 14 espèces suivantes:

Eidolon h. helvum (Kerr)
Rousettus aegyptiacus unicolor (Gray)
Lissonycteris a. angolensis (Bocage)
Epomops f. franqueti (Tomes)
Nycteris m. macrotis Dobson
Rhinolophus l. landeri Martin
Rhinolophus silvestris Aellen
Rhinolophus adami, sp. nov.
Hipposideros caffer (Sundevall)
Triaenops persicus majusculus, subsp. nov.
Myotis megalopus (Dobson)
Eptesicus tenuipinnis (Peters)
Pipistrellus nanus (Peters)
Miniopterus minor Peters

Eidolon h. helvum (Kerr)

Vespertilio vampyrus helvus Kerr, Animal Kingdom 1 (1): XVII, 91, 1792. Sénégal (cf. Andersen, Ann. Mag. nat. Hist. (7) 19: 504, 1907).
Brazzaville, 9.1966 — 1 spécimen, coll. Adam (096M) — MP.

Il n'y a rien de nouveau à dire sur cette espèce banale, déjà signalée au Congo français par Pousargues en 1896, indiquée comme commune à Brazzaville par Malbrant et Maclatchy (1949) et récemment citée encore dans cette ville par l'un de nous (Brosset, 1966 *a*).

Rousettus aegyptiacus unicolor (Gray)

Eleutherura unicolor Gray, Cat. Monk. etc.: 117, 1870. Gabon.
Grotte de Loudima, 19.6.1964 — 1 ♀ subad., coll. Taufflieb (3413) — MG 1074.15.

Cette roussette n'était pas connue dans le Congo ex-français jusqu'aux trouvailles de J.-P. Adam: Taufflieb (1962), citant des acariens parasites, l'indique dans la grotte de N'Tsouari (= Meya Nzouari). A peu près à la même époque, MM. Villiers et Descarpenteries trouvaient *R. aegyptiacus* en d'autres lieux du Congo: Brazzaville, Sibiti et Dimonika (Brosset, 1966).

Nous utilisons la nomenclature de Koopman (1966), qui met en synonymie de *R. aegyptiacus unicolor* (Gray, 1870) le *R. aegyptiacus occidentalis* Eisentraut, 1959. Cette façon de faire nous semble judicieuse, puisque le type de *unicolor* existe au British Museum, fait qui semble avoir échappé à Eisentraut, à qui nous sommes redevables de la précieuse revision de l'espèce *aegyptiacus*.

Lissonycteris a. angolensis (Bocage)

Cynonycteris angolensis Bocage, J. Sci. Math. Phys. Nat., Lisboa (2) 5: 133, 138, 1898. Pungo Andongo, Angola.
Grotte de Matouridi, 25.4.1963 — 1 ♀ subad., coll. Taufflieb (2609) — MG 1074.14.
Grotte de Mpoka, 9.10.1962 — 1 ♂ ad., coll. Adam (561-22) — MP.

Il s'agit aussi d'une espèce nouvelle pour la République du Congo, où sa présence était à prévoir puisqu'elle avait été signalée au nord au Cameroun et en Guinée espagnole, et au sud au Congo ex-belge et en Angola.

C'est Novick (1958) qui le premier a proposé d'élever au rang générique le sous-genre *Lissonycteris* Andersen. Seul parmi toutes les autres espèces de *Rousettus*, *L. angolensis* ne pratique pas l'orientation acoustique et se rapproche par ce caractère de *Eidolon* et de tous les autres Mégachiroptères sauf *Rousettus*.

ANDERSEN (1912: 53) considérait déjà *R. angolensis* comme « the most aberrant species of *Rousettus...* ». LAWRENCE et NOVICK (1963) ont analysé ce point de vue et séparent aussi *Lissonycteris* en un genre distinct. L'un de nous (BROSSET, 1966 *b*) a résumé ces données et a adopté aussi ce changement de nomenclature.

Epomops f. franqueti (Tomes)

Epomophorus franqueti Tomes, Proc. zool. Soc. London: 54, 1860. Gabon.
Pointe-Noire, 29.6.1963 — 1 ♂ immat., coll. Taufflieb — IRSC.
Brazzaville, 9.1966 — 1 spécimen, coll. Adam (150 M) — MP.

Cette espèce banale est indiquée comme commune dans la région de Brazzaville (MALBRANT et MACLATCHY, 1949). Plus récemment, elle est signalée à Sibiti et aussi à Brazzaville (BROSSET, 1966 *a*).

Nycteris m. macrotis Dobson

Nycteris macrotis Dobson, Monogr. Asiat. Chiropt.: 80, 1876. Sierra Leone.
Grotte de Loudima, 20.6.1963 — 2 ♂♂, 1 ♀, coll. Taufflieb (3407) — MG 1074.16 à 18.
Grotte de Loudima, 1.8.1964 — 2 ♀♀ ad., 1 ♂ subad., 2 ♀♀ subad., coll. Adam — MP.

Nycteris macrotis semble plutôt une espèce de savane. Elle n'a pas été rencontrée dans le bloc forestier congolais. La présence de jeunes dans la grotte de Loudima montre que cette cavité abrite une colonie de mise-bas.

On se doute depuis quelques années déjà que *aethiopica* Dobson (1878) et *macrotis* Dobson (1876) sont conspécifiques. KULZER (1962) citant Harrison, puis KUHN (1965) et KOOPMAN (1965) admettent respectivement que *oriana* Kershaw (1922), *aethiopica* et *luteola* Thomas (1901) ne sont tout au plus que des sous-espèces de *macrotis*. Il en est de même du *Nycteris aethiopica guineensis* Monard (1939) qui est un synonyme absolu de *macrotis* [1].

Il est certain que plusieurs de ces formes tomberont encore en synonymie absolue de *macrotis*. De nombreuses citations de *N. aethiopica* dans l'ouest africain doivent se rapporter en fait à *N. m. macrotis*. C'est probablement le cas pour les deux *N. ae. aethiopica* que EISENTRAUT et KNORR (1957) signalent en Guinée. Les *N. aethiopica* du Libéria, cités par KUHN en 1962, sont rapportés par le même auteur en 1965 à *N. m. macrotis*. Les spécimens du Cameroun que l'un de nous (AELLEN, 1952) désignait *N. ae. aethiopica* sont en fait des *N. m. macrotis*. Il en va

---

[1] L'un de nous (V. A.) a examiné l'un des types (♂ 283) et l'a trouvé parfaitement identique à *N. m. macrotis*.

certainement de même pour les *N. aethiopica* que l'un de nous (Brosset, 1966 *a*) signalait au Congo, à Brazzaville et Dimonika.

L'espèce *Nycteris macrotis-aethiopica* n'était pas connue au Congo jusqu'à cette dernière citation.

Nycteris m. macrotis, en millimètres

	♂ ad. 1074.16 MG	♂ ad. 1074.17 MG	♀ ad. 1074.18 MG	♀ ad. 01.09.64.03 MP
Avant-bras	50	48,5	50,5	50
3e doigt, métacarpe . . .	40	38	40	38,5
— 1re phal.	27,5	25	26	26
— 2e phal.	31	30	32,5	28
4e doigt, métacarpe . . .	44	41	43,5	42
— 1re phal.	15	13,5	15	15
— 2e phal.	14	13	14	14
5e doigt, métacarpe . . .	45	43	45	44
— 1re phal.	14,5	13	14,5	14
— 2e phal.	16,5	15	16	14
Tibia	25	23,5	25	26
Oreille	32	30	33	. . .
Crâne:				
Longueur totale (C) . .	22,1	—	—	21,6
Largeur zygomatique . .	13,3	—	—	12,3
Rangée dentaire C-M^3 .	7,9	—	—	7,5
Largeur M^3-M^3	8,8	—	—	8,6
Rangée dentaire I-M_3 . .	9,4	—	—	9,2

Rhinolophus l. landeri Martin

Rhinolophus landeri Martin, Proc. zool. Soc. London 1837: 101, 1838. Fernando Pô.

Grotte du Viaduc, Loudima, 1.8.1964 — 18 ♂♂, 23 ♀♀, tous adultes, coll. Adam — MP.

La coloration de ces *Rh. landeri* varie du gris au brunâtre et au rougeâtre.

La répartition de la sous-espèce *landeri* couvre le bloc forestier congolais. C'est probablement le représentant du genre le plus commun et cependant, il n'avait encore jamais été signalé dans la République du Congo. Peuplant des milieux divers, il semble accorder sa présence à l'existence d'abris convenables, constructions, mais surtout cavernes et souterrains.

Rh. l. landeri, en millimètres

	Nombre de mensurations	Minimum	Maximum	Moyenne
Avant-bras	41	40,6	45,8	44,5
3e doigt, métacarpe . . .	5	28	30	29
— 1re phal.	5	13	14	14
— 2e phal.	5	23	26	24
4e doigt, métacarpe . . .	5	31	34	33
— 1re phal.	5	7	8	7
— 2e phal.	5	13	17	14
5e doigt, métacarpe . . .	5	30	34	31
— 1re phal.	5	9	10	10
— 2e phal.	5	12	15	13
Tibia	5	17,9	19,5	18
Crâne:				
Longueur totale (C) . .	5	17,5	19,2	17,9
Largeur M^3-M^3	5	6,4	7,1	6,8
Rangée dentaire C-M^3 .	5	6,7	7,2	6,9
Longueur mandibule . .	5	11,9	12,5	12,1

Rhinolophus silvestris Aellen

Rhinolophus silvestris Aellen, Arch. Sci., Genève 12 (2): 228, 1959. Grotte de N'Dumbu, Lastoursville, Gabon.

Grotte de Meya-Nzouari, 25.11.1964 — 2 ♂♂ immat., 1 ♀ immat. — coll. Taufflieb (3400) — MG 1074.38 à 40.

Grotte de Meya-Nzouari, 26.7.1963 — 1 ♂ ad., 5 ♀♀ ad. — coll. Adam — MP.

Grotte de Meya-Nzouari, 25.11.1964 — 2 ♂♂ juv., 1 ♀ juv. — coll. Adam — MP.

Le pelage de ces spécimens est brun clair plus ou moins roussâtre. L'unique ♂ adulte collecté n'est pas différent, par sa taille et son pelage, de la moyenne des ♀♀.

La grotte de Meya-Nzouari est un lieu de mise-bas, comme le montre la présence en novembre de jeunes âgés d'environ 1 mois et celle d'immatures en février. La reproduction doit suivre un rythme de type austral, ce qui est normal chez les populations de rhinolophidés localisées au sud de l'Equateur.

Rhinolophus silvestris est une espèce récemment décrite du sud du Gabon par l'un de nous (AELLEN, 1959). Nous n'avions eu entre les mains que le type. Cette espèce n'avait pas été reprise jusqu'ici depuis sa description. Cette série vient heureusement augmenter nos connaissances sur cette chauve-souris mal

connue. L'espèce est donc nouvelle pour la République du Congo (cf. ADAM et VATTIER, 1967, p. 220).

R. silvestris est proche de *R. deckeni* d'Afrique orientale. Le Muséum de Paris possède un spécimen typique de cette dernière espèce, provenant de l'île de Pemba, au large de la côte de Zanzibar. Comparé à nos *silvestris*, ce spécimen de *deckeni* est beaucoup plus grand, et il existe dans la morphologie des différences de détails, qui justifient le maintien de *silvestris* au rang d'espèce. Toutefois, si l'on découvre dans l'avenir, entre l'Afrique orientale et l'Atlantique, des populations intermédiaires, cette opinion pourrait devoir être revisée.

Rh. silvestris, en millimètres

	Nombre de mensurations, spécimens ad.	Minimum	Maximum	Moyenne
Avant-bras	6	52,9	55,8	54,3
3^e^ doigt, métacarpe	5	36	36	36
— 1^re^ phal.	5	18	19	18
— 2^e^ phal.	5	30	33	30
4^e^ doigt, métacarpe	5	39	42	41
— 1^re^ phal.	5	11	13	13
— 2^e^ phal.	5	17	20	18
5^e^ doigt, métacarpe	5	40	42	41
— 1^re^ phal.	5	12,5	13	13
— 2^e^ phal.	5	15,5	17	16
Tibia	5	22,5	23,5	23
Crâne:				
Longueur totale (C)	5	22,8	24	23,5
Largeur zygomatique	5	11,7	12,1	11,9
Rangée dentaire C-M^3	5	8,7	9,3	9
Largeur M^3-M^3	5	8,8	9,3	8,9
Longueur mandibule	5	16,2	16,4	16,2
Rangée dentaire I-M_3	5	11	11,4	11

Peut-on maintenir l'idée émise par l'un de nous (AELLEN, 1959) que *R. silvestris* serait une espèce forestière ? Le type provient bien d'une région de forêts denses (Lastoursville), mais les trouvailles de Adam ont été faites en bordure de la grande forêt. Dans le bloc forestier congolais lui-même, où l'un de nous (A. B.) vient de faire des séjours prolongés (Gabon et nord du Congo-Brazzaville), l'espèce n'a pas été rencontrée (sauf dans la localité typique). Peut-être s'agit-il plutôt d'une forme orientale, qui aurait colonisé d'est en ouest la bordure méridionale du massif forestier congolais, sans peupler la forêt elle-même.

Rhinolophus adami, sp. nov.

Type. — ♀ adulte, en alcool. Grotte de Kimanika, Kouilou, République du Congo, 9.1.1967; coll. J.-P. Adam, no orig. 12/8G. Muséum de Paris 1968-408.

Paratypes. — ♂ adulte. Grotte de Meya-Nzouari, Kouilou, République du Congo, 26.7.1963; coll. J.-P. Adam, Muséum de Genève 1129.84.

2 ♀♀ subadultes. Mêmes lieu, date et collecteur que le type, no orig. 3/8G et 8/8G. Muséum de Paris 1968-409 et 1968-410.

Diagnose. — *Rhinolophus* de taille moyenne (avant-bras 47 à 49 mm; long crâne 20,3 à 20,6 mm). Feuille nasale grande (long. 15 à 16 mm, larg. 8,5 à 9 mm) à connectif arrondi dépassant quelque peu le sommet de la selle; lancette non acuminée, à bords droits ou un peu convexes; selle à dossier (procès vertical) large et à bords concaves. Troisième métacarpe non réduit, supérieur à 90% du cinquième métacarpe. P^2 dans la rangée dentaire, séparant nettement C de P^4. P_3 implanté au bord externe, mais bien développé et séparant P_2 de P_4. Crâne étroit: largeur zygomatique (qui est inférieure à la largeur mastoïde) mesurant moins de la moitié de la longueur totale (au bord antérieur de C). Pont palatal long; son bord médian antérieur arrive au niveau du bord antérieur de M^1.

Description. — Les dimensions externes (sauf la feuille nasale) entrent pour la plupart dans les limites de variation de *R. capensis*. Les oreilles sont très grandes, elles mesurent plus de la moitié de la longueur de l'avant-bras. Le bord interne est assez régulièrement convexe de la base au sommet; celui-ci est bien marqué et forme un angle droit, ou même un peu aigu, toutefois fortement arrondi à la pointe; le bord externe est nettement concave vers le sommet, puis très légèrement convexe jusqu'à l'antitragus. Celui-ci est régulièrement convexe et séparé du pavillon par une encoche à angle très obtus; il mesure environ 13 mm de l'insertion de base à l'encoche.

La feuille nasale est très caractéristique de cette espèce; elle est grande, surtout longue. Le fer à cheval recouvre presque tout le museau et présente une large échancrure au milieu de son bord antérieur. La selle est très large (3,2 mm) et son procès vertical (dossier) est environ aussi large que haut; ce procès est un peu plus large à la base qu'au sommet et ses bords latéraux sont légèrement concaves; il en résulte un étranglement au milieu de la hauteur (voir tableau de mensurations). Le connectif a une pointe régulièrement arrondie qui dépasse quelque peu le sommet du dossier de la selle. La lancette, triangulaire, possède des bords latéraux légèrement convexes et une pointe peu aiguë, donc absolument pas acuminée comme c'est le cas chez les espèces comparables, *simulator*, *bembanicus* et *capensis*.

La lèvre inférieure présente trois sillons délimitant deux lobes bien développés, comme chez *simulator* et *capensis*.

Le patagium s'insère à la partie distale du tibia ou à la cheville.

Le troisième métacarpe n'est pas réduit; il mesure toujours plus des 90% du cinquième. La queue est plus longue que la moitié de l'avant-bras.

La coloration de cette nouvelle espèce ne présente rien de particulier. Le type (♀) est brun assez clair sur le dos; la face ventrale est gris-brunâtre. Les paratypes sont plus foncés dessus, mais le ventre est aussi gris-brunâtre; l'un (8/8G) est même blanchâtre au bas-ventre. La feuille nasale est très claire, couleur chair. Les oreilles sont brunes, un peu plus foncées au sommet. Le patagium est brun foncé.

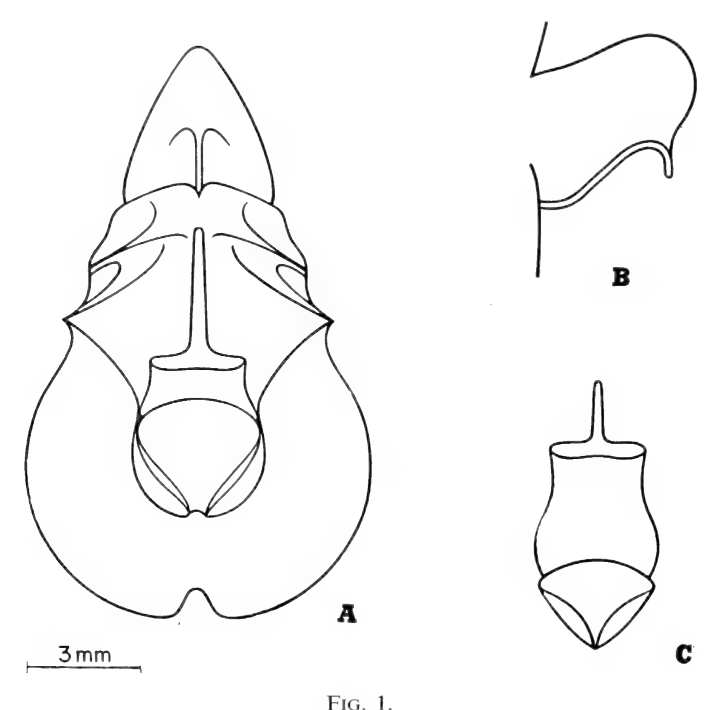


FIG. 1.

Rhinolophus adami, sp. nov.

Feuille nasale.

A. Aspect général; B. Profil du connectif; C. Procès vertical de la selle.

Le crâne présente des proportions semblables à celles de *simulator-bembanicus*. Il est très étroit: sa plus grande largeur n'atteint pas la moitié de la longueur totale (mesurée au bord antérieur de C). Le renflement nasal est fortement marqué; le profil général du crâne rappelle beaucoup celui de *bembanicus* figuré par SENNA (1914, p. 2). La largeur zygomatique est égale ou inférieure à la largeur mastoïde. Le rapport largeur zygomatique sur longueur C-M^3 est nettement inférieur (1,26) à celui mesuré sur *capensis* (1,38 à 1,41), et *simulator-bembanicus*

Rhinolophus adami, en millimètres

	Type ♀ ad. 12/8G	♂ ad. 1129.84	♀ subad. 3/8G	♀ subad. 8/8G
Avant-bras	49	49	47	47
3e doigt, métacarpe	33,5	33	32	32
— 1re phal.	15,5	16	14,5	15
— 2e phal.	26,5	28	25	25,5
4e doigt, métacarpe	37	37	35,5	35,5
— 1re phal.	8,5	8,5	8	8
— 2e phal.	16	16,5	15	16
5e doigt, métacarpe	36,5	36,5	34,5	35,5
— 1re phal.	10,5	11	10	11
— 2e phal.	14,5	15	13	15
Queue (de l'anus)	28	27	24	26
Tibia	19,5	19,5	18	18
Pied (avec griffes)	9	9	8,5	9
Oreille	25	26	25	25
Feuille nasale, longueur	15	16	15	15
Largeur fer à cheval	9	8,5	9	9
Hauteur de la selle	3,5	3,3	3,3	3,5
Largeur de la selle:				
à la base	3,2	3,5	3,1	3
au milieu	2,4	2,4	2,2	2,2
au sommet	2,5	2,8	2,4	2,5

	Type ♀ 12/8G	♂ 1129.84
Crâne:		
Longueur totale (C)	20,3	20,6
Longueur condylobasale (C)	18,1	18,7
Longueur basale (C)	16,2	(16,7)
Longueur palatale (C)	6,2	6,5
Longueur palation-basion	10	10,2
Longueur pont palatal (au milieu)	2,8	3
Longueur rangée dentaire C-M^3	7,4	7,6
Longueur rangée dentaire P^4-M^3	5,2	5,4
Longueur C-P^4 (pointes)	2	2
Largeur zygomatique	9,3	(9,6)
Largeur mastoïde	9,8	9,6
Largeur interorbitaire	2,5	2,5
Largeur M^3-M^3	6,9	6,9
Largeur C-C (à la base)	4,8	5,1
Largeur C-C (pointes)	3,8	4,3
Longueur mandibule (condyle-I_1)	13,3	—
Longueur rangée dentaire I_1-M_3	8,5	—
Longueur rangée dentaire C-M_3	7,6	—

(1,30 à 1,40); ce rapport illustre particulièrement bien cette étroitesse du crâne. le pont palatal, mesuré au milieu, est remarquablement long et comparable à celui de *simulator-bembanicus :* il constitue les 38 à 39,5% de la longueur C-M^3, alors que chez *capensis* il ne représente que les 34 à 35% (*simulator :* 38,5%; *bembanicus* 42,5%). Le milieu du bord antérieur du pont palatal arrive au niveau du bord antérieur de M^1; le point médian du bord postérieur se situe entre M^2 et M^3. Un long pont palatal est un caractère archaïque chez les *Rhinolophus*. Dans notre nouvelle espèce, cette ancienneté se manifeste aussi dans la denture.

Au maxillaire supérieur, P^2 est situé dans la rangée dentaire et sépare nettement C de P^4; les pointes de C et P^4 sont séparées de 2 mm. La hauteur de P^2 atteint ou dépasse légèrement le cingulum de C.

Au maxillaire inférieur, P_3 est inséré sur le bord externe de la rangée dentaire et sépare P_2 de P_4. P_2 est remarquablement petit; cette dent n'atteint pas la moitié de la hauteur de P_4 et rappelle, par ce caractère, *R. alticolus*.

Remarques. — Il est curieux de constater la découverte dans une région géographique restreinte — l'ancienne AEF — de deux espèces nouvelles de *Rhinolophus* en l'espace d'une dizaine d'années. *R. silvestris*, décrit en 1959, est une espèce bien individualisée ayant son plus proche parent dans une espèce orientale, *deckeni*. La nouvelle espèce *R. adami* est proche, elle, de deux formes d'Afrique du Sud-Est, deux formes que plusieurs auteurs pensent devoir être synonymes: *simulator* et *bembanicus*. *R. bembanicus* n'est connu que par le type, provenant de Zambie. *R. simulator* a été signalé en Tanzanie, au Malawi, en Zambie, au Katanga (?), en Rhodésie, au Mozambique, au Botswana et en République d'Afrique du Sud (Transvaal et Natal).

Afin de pouvoir comparer facilement notre nouvelle espèce à ses plus proches parents, nous avons divisé les espèces africaines du groupe *ferrumequinum* en deux sous-groupes ainsi définis:

Groupe ferrumequinum : connectif à sommet arrondi et bas, ne dépassant pas ou seulement de peu le procès vertical de la selle. Largeur du fer à cheval inférieure à 9 mm (atteignant exceptionnellement 9 mm).

Sous-groupe ferrumequinum : P^2 externe ou absent. C et P^4 en contact ou presque: espèces: *ferrumequinum*, *augur*, *darlingi*, *clivosus*.

Sous-groupe capensis : P^2 dans la rangée dentaire, séparant nettement C de P^4: espèces: *capensis*, *alticolus*, *denti*, *swinnyi*, *simulator*, *bembanicus*, *adami*.

Les espèces de ce dernier sous-groupe sont distinguées dans la clé dichotomique suivante:

1. Feuille nasale grande: fer à cheval de 8,5 à 9 mm, largeur de la selle à la base 3 à 3,5 mm. Palais osseux (pont palatal) long: le milieu de son bord antérieur arrive au niveau du bord antérieur

de M^1. Crâne long et étroit: sa plus grande largeur est inférieure à la moitié de sa longueur. Avant-bras 49 mm. Crâne 20,3 à 20,6 mm . . . . *adami*

1. Feuille nasale plus petite: largeur du fer à cheval ne dépassant pas 8,3 mm, généralement beaucoup moins . . . . 2.

2. Avant-bras 46,5 à 51,5 mm. Crâne 19,5 à 21,3 mm. C-M^3 7,1 à 7,8 mm. Palais osseux court (C et P^4 sont parfois en contact à l'intérieur, mais P^2, toujours présent, est situé dans la rangée dentaire) . . . . *capensis*

— Avant-bras 37,5 à 48,5 mm, généralement inférieur à 46 mm. Crâne 16,8 à 19,5 mm. C-M^3 5,8 à 7 mm . . . . 3.

3. Palais osseux (pont palatal) long, comme chez *adami*. Avant-bras 42 à 45,5 mm. Crâne 17,7 à 19 mm. C-M^3 6,5 à 7 mm 4.

— Palais osseux court: le milieu de son bord antérieur arrive tout au plus au niveau du tiers antérieur de M^1 . . . . 5.

4. Largeur du fer à cheval 7 mm. Procès vertical de la selle fortement rétréci au milieu . . . . *bembanicus*

— Largeur du fer à cheval 8 à 8,3 mm. Procès vertical de la selle peu rétréci au milieu . . . . *simulator*

5. Crâne 18,4 à 19,5 mm. Lancette non acuminée, à bords droits. Avant-bras 42,5 à 48,5 mm . . . . *alticolus*

— Crâne 18 mm ou moins. Lancette généralement acuminée, à bords concaves. Avant-bras 37,5 à 45 mm . . . . 6.

6. C-M^3 5,8 à 6,1 mm. Lancette à bords droits ou un peu concaves. Avant-bras 37,5 à 41,5 mm . . . . *denti*, s. l.

— C-M^3 6,2 à 6,5 mm. Lancette acuminée, à bords nettement concaves. Avant-bras 40 à 44 mm . . . . *swinnyi*, s. l.

Hipposideros caffer (Sundevall)

Rhinolophus caffer Sundevall, Öfvers. K. Vetensk. Akad. Förhandl., Stockholm 3 (4): 118, 1846. Près de Durban, République Sud-Africaine.

Grotte de Meya-Nzouari, 26.7.1963 — 2 ♂♂, 2♀♀ — coll. Taufflieb (2661) — MG 1074.20 à 23.

Grotte de Matouridi, 25.4.1963 — 2 ♂♂, 1 ♀ — coll. Taufflieb (2606) — MG 1074.24 à 26.

Grotte de Loudima, 19.6.1964 — 7♂♂, 4 ♀♀ — coll. Taufflieb (3403-2, 3403-3) — MG 1074.27 à 37.

Grotte de Loudima, 25.4.1963
Grotte de Doumboula, 19.6.1964 } 52 ♂♂, 17 ♀♀ — coll. Adam — MP.
Grotte de Meya-Nwadi, 2.9.1964
Grotte de Meya-Nzouari, 29.11.66 — ♀ juv. — coll. Adam (505 A) — MP.
Grotte de Kimanika, 9.1.1967 — 1 ♂, 1 ♀, 1 ♀ immat. — coll. Adam (11, 13, 15/8G) — MP.

Hipposideros caffer, en millimètres — Spéc. ad.

	Nombre de mensurations	Minimum	Maximum	Moyenne
Avant-bras	80	45	49,6	47,8
3e doigt, métacarpe	5	33,5	37,1	35
— 1re phal.	5	14,5	16	15
— 2e phal.	5	17	20	19
4e doigt, métacarpe	5	32	36	34
— 1re phal.	5	10	12	11
— 2e phal.	5	8	9	9
5e doigt, métacarpe	5	28	33	35,5
— 1re phal.	5	12	13	12,5
— 2e phal.	5	9	10,5	10
Tibia	11	18	20	19
Crâne:				
Longueur totale (C)	7	17,6	18,1	17,9
Largeur zygomatique	7	9,6	10,1	9,8
Largeur mastoïde	4	9,3	9,7	9,4
Largeur M^3-M^3	7	6,3	6,8	6,5
Rangée dentaire C-M^3	7	6,3	6,9	6,5
Longueur mandibule	7	11,1	11,7	11,3
Rangée dentaire I-M_3	7	7,1	7,7	7,4

Dans cette importante série, les femelles sont en moyenne un peu plus grandes que les mâles. C'est une règle assez générale chez les Rhinolophoidea qu'une taille légèrement plus forte avantage les femelles.

Le pelage des représentants de cette série oscille entre un gris brun terne et un rougeâtre orangé brillant. Tous les intermédiaires existent. La couleur du pelage, variable semble-t-il chez un même individu, suivant l'état de la mue, n'a pas de valeur systématique chez les chiroptères troglophiles tropicaux.

La population d'*Hipposideros caffer* du bas Congo, à laquelle appartient cette série de spécimens, présente deux particularités: l'homogénéité et la petite taille. Dans le nord du Gabon et au Cameroun, nous avons constaté (Aellen, 1952;

BROSSET, 1966 *c* et inédit) que cette espèce présentait des populations polymorphes, avec des individus dont les caractères répondent à la diagnose des sous-espèces décrites comme différentes: *c. caffer* (Sundevall), *c. angolensis* (Seabra), *c. guineensis* Andersen, *c. ruber* (Noack).

Notre série semble correspondre à la population qui habite la région côtière du sud du Cameroun et que l'un de nous (AELLEN, 1952) a étudiée et nommée *c. guineensis*. En fait, cette désignation n'avait été attribuée qu'avec doute, et au vu de nos connaissances actuelles, nous jugeons maintenant plus prudent de ne pas désigner la population du Kouilou par un nom subspécifique. En effet, les spécimens de notre série — et aussi ceux de Campo et Dipikar du sud du Cameroun — appartiennent à une population relativement très petite, dont les dimensions sont inférieures à celles données classiquement pour la forme *guineensis*, l'une des plus petites décrites pour l'ouest de l'Afrique.

Malgré les travaux récents de HILL (1963), LAWRENCE (1964), KOOPMAN (1965, 1966), etc., la question difficile des formes ou espèces renfermées sous le nom général de *Hipposideros caffer* est loin d'être tranchée. Les divergences surgissent selon les conceptions des auteurs et les régions considérées.

Les caractères invoqués par Miss B. Lawrence, concernant la feuille nasale, ne nous paraissent pas suffisamment nets pour permettre une distinction entre les formes. Mais, d'autres caractères, tirés aussi de l'expansion foliacée du nez, pourraient peut-être être utilisés; nous pensons en particulier à la paire de petites languettes verticales antéro-latérales aux narines, qui nous ont paru assez peu variables dans une population donnée, mais bien différentes d'une population à l'autre.

H. caffer est sans doute le plus fréquent et le plus largement répandu des chiroptères africains. Il semble arrivé à ce point de l'évolution où s'actualisent dans certaines populations les facteurs de diversification qui peuvent conduire à la formation et à la ségrégation de formes nouvelles. Le phénomène, toutefois,n'est pas général dans toute l'aire de répartition de l'espèce, et la diversification ne touche que certaines populations et non d'autres, soit que chez ces dernières le processus soit terminé et les formes différentes ségrégées et stabilisées, soit que le processus diversificateur ne s'y soit pas manifesté. Il existe chez les oiseaux et les mammifères de la région congolaise des phénomènes identiques dont la compréhension exacte pourrait sans doute contribuer à éclaircir le problème des sous-espèces, chez des formes en pleine expansion évolutive.

Très fréquemment signalé au Congo-Kinshasa et au Gabon, *H. caffer* n'a été cité au Congo-Brazza que très peu de fois: Kinkala et Mouyondzi (MALBRANT et MACLATCHY, 1949, sous le nom de *H. c. centralis*), grotte de Matouridi (matériel étudié ici) (TAUFFLIEB, 1962, sous le nom de *H. caffer*) et grotte de Meya-Nzouari (matériel étudié ici) (ADAM et VATTIER, 1967, sous le nom de *H. caffer angolensis*).

Triaenops persicus majusculus, subsp. nov.

TYPE. — ♂ adulte, en alcool. Grotte de Doumboula, Loudima, République du Congo, 19.6.1964; coll. J.-P. Adam. Muséum de Paris 1968-412.

PARATYPES. — 5 ♂♂ ad., 5 ♀♀ ad. Mêmes lieu, date et coll. que le type. Muséum de Paris.

4 ♂♂ ad., 2 ♀♀ ad. Mêmes lieu et date que le type, coll. Taufflieb (3403-1, 3403-4). Muséum de Genève 1074.41 à 46.

2 ♀♀ ad. Grotte de Meya-Nzouari, 29.11.1966, coll. Adam (503 A, 504 A). Muséum de Paris.

DIAGNOSE. — Semblable à *Triaenops persicus afer* Peters, mais plus grand: avant-bras 53,4 à 60,1 mm (moyenne 55,0 mm), crâne, longueur totale 18,9 à 21,2 mm (moyenne 20,4 mm).

DESCRIPTION. — Les spécimens de notre série ont été comparés à des *T. persicus afer* du Muséum de Paris, provenant de Zanzibar. Ils sont semblables, sauf pour les dimensions, qui sont plus grandes dans la nouvelle sous-espèce (cf. tableau ci-dessous).

Le caractère invoqué par DORST (1948: 18) pour séparer *afer* de *persicus*, soit le prolongement lancéolé de la selle bifide chez le premier, unicuspide chez le second, ne nous paraît pas très valable, bien que nous n'ayons pas eu à notre disposition des *persicus* typiques. Dans notre série du Congo et sur les exemplaires de Zanzibar, cette lancette présente un bord supérieur très oblique, droit ou légèrement concave, ce qui détermine parfois un semblant de deux pointes. La variabilité de ce caractère n'avait d'ailleurs pas échappé à DOBSON (1879: 717), qui ne trouve aucune différence importante entre ces deux formes.

Il nous paraît superflu de reprendre ici une description détaillée de notre nouvelle forme, car nous ne ferions que répéter ce qu'ont dit plusieurs auteurs sur *persicus sensu lato*. Le lecteur pourra se référer aux descriptions originales et à celles de TATE (1941), de DORST (1948), de HARRISON (1955, 1963, 1964).

Actuellement, le statut taxonomique et la répartition géographique des formes du genre *Triaenops* sont les suivants[1]:

Triaenops Dobson, 1871
- *furcula* Trouessart, 1906: Madagascar
- *rufus* Milne-Edwards, 1881: Madagascar
- *humbloti* Milne-Edwards, 1881: Madagascar
- *persicus* Dobson, 1871

[1] Nous ne trouvons nulle part trace du « *Triaenops furinea* Trouessart — Aldabra Islands », cité par TATE (1941: 3). Cette espèce n'est pas reprise dans les travaux ultérieurs, comme ceux de DORST et de HARRISON.

persicus Dobson, 1871: Perse
macdonaldi Harrison, 1955: Oman
afer Peters, 1877: Aden, ex-Somaliland, Kenya, Tanzanie, Zanzibar, Mozambique
majusculus, subsp. nov.: Congo (Brazzaville)

Dans sa révision, DORST (1948) considère encore *afer* comme spécifiquement distinct de *persicus*. Mais, HARRISON (1964), qui est certainement l'auteur qui a examiné le plus de matériel de *persicus s. l.*, admet que *afer* n'est qu'une sous-espèce de *persicus*, suivant en cela la notion ancienne de DOBSON (1879).

D'après les descriptions et mensurations publiées, les quatre sous-espèces aujourd'hui reconnues de *Triaenops persicus* se distinguent avant tout par leur taille:

Triaenops persicus, en millimètres

	Avant-bras			Crâne, longueur condylobasale		
	Moyenne	Minimum	Maximum	Moyenne	Minimum	Maximum
p. persicus . . .	51,6	50,8	52,4	17,5	—	—
p. macdonaldi . .	49,4	47,1	51,6	16,6	16,2	17,2
p. afer	52,8	49	55,8	17,6	16,6	18,3
p. majusculus . .	55	53,4	60,1	18,2	16,9	18,7

Précisons encore que dans notre nouvelle sous-espèce la première prémolaire supérieure (P^2) est située dans la rangée dentaire, sur le bord externe, et sépare nettement la canine (C) de la deuxième prémolaire (P^4). Cela correspond à la figure de *T. afer* donnée par DORST (1948: fig. 2 C).

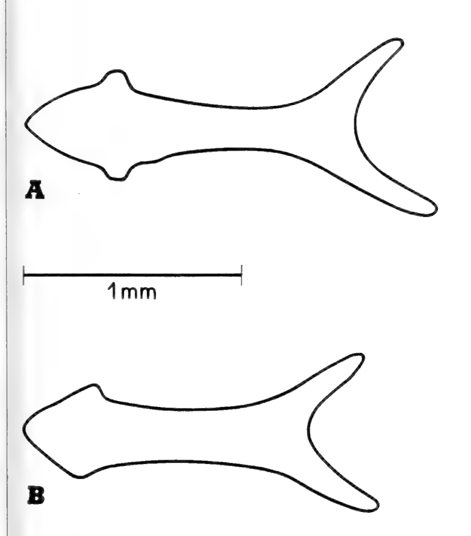
Il nous paraît intéressant, d'autre part, d'étudier l'os pénien de notre nouvelle sous-espèce, puisque celui de la forme la plus voisine, soit *T. persicus afer*, est déjà connu et peut servir de comparaison (MATTHEWS, 1941).

La forme générale est assez semblable, mais l'extrémité proximale est sagittée et non lancéolée. Cependant, la différence la plus remarquable est la taille: chez *p. afer*, le baculum mesure 2,8 mm, selon la figure 15 D de MATTHEWS; il n'atteint pas 2 mm chez *p. majusculus* (1,88 et 1,57 mm sur deux spécimens examinés).

REMARQUES. — La présence d'un *Triaenops* au sud de la République du Congo est une donnée inattendue. En effet, le genre passait pour typiquement oriental. Cette notion classique est à revoir. En fait, ces chiroptères ont dû pousser vers l'ouest, à partir du Zanzibar et de la Tanzanie, et à travers le couloir écologique constitué par les lisières méridionales du Massif congolais, des populations dont

Triaenops persicus majusculus, en millimètres

	Type ♂ MP 1968-412 Phase brune	♂ MP 19-04-64-24 Phase brune	♂ MG 1074.41 Phase rouge	♂ MG 1074.42 Phase brune	♂ MG 1074.43 Phase brune	♂ MG 1074.44 Phase brune	♀ MP 19-06-64-04 Phase orangée	♀ MG 1074.45 Phase brune	♀ MG 1074.46 Phase brune
Avant-bras	55,5	60,06	57,5	54	57	54	53,4	55	54,5
3e doigt, métacarpe	43	45	46	44	44	43,5	39	42,5	42,5
— 1re phal.	15	16	16	14,5	15	15,5	14	15,5	14,5
— 2e phal.	22	20	21,5	20,5	21	20,5	20	20,5	20,5
4e doigt, métacarpe	38	40	41	39,5	39,5	39	36	38,5	37,5
— 1re phal.	11	12	11,5	11	11,5	11	11	10,5	11
— 2e phal.	9	9	9,5	9	9	9	8	9	9
5e doigt, métacarpe	31	33	33,5	32,5	31,5	31	28	31,5	31
— 1ere phal.	15	16	15	14,5	15,5	14,5	15	15	15
— 2e phal.	10	12	11,5	10,5	11	11	10	10,5	10,5
Tibia	19,4	21,4	20	19,5	20,5	20	18	19	20
Pied	...	...	10,5	10,5	11	10,5	...	10,5	10,5
Queue	...	...	36	33	35	37	...	32	35
Crâne:									
Longueur totale (I)	...	...	21,1		21,1	21,2	...	19,4	
Longueur totale (C)	20	21,1	20,3		20,5	20,6	18,9	18,8	
Long. condylobasale (L)	...	...	18,7		18,7	18,7	...	16,9	
Long. condylobasale (C)	...	...	17,7		17,8	17,8	...	16,4	
Largeur zygomatique	9	9,2	9,6		9,5	9,4	8,7	9	
Largeur mastoïde	...	...	9,3		9,3	9,2	...	8,7	
Largeur interorbitaire	...	...	2,8		3,2	2,9	...	2,9	
Largeur M^3-M^3	7,8	7,2	6,9		7,3	6,9	7,1	6,6	
Longueur rangée dentaire C-M^3	7,1	7,4	7,1		7,5	7,2	7,3	6,6	
Longueur mandibule	13	13	13,3		13,1	13,2	11,7	12,3	
Longueur rangée dentaire I-M_3	9	9	8,3		8,6	8,5	8,3	7,7	



l'extrême pointe de répartition se situe près de l'Atlantique. On peut penser qu'une exploration plus complète des régions intermédiaires conduirait à la découverte de nouveaux jalons illustrant cette progression des *Triaenops* vers l'occident. C'est du reste la forme qui peuple l'Afrique orientale qui est la plus proche de notre nouvelle sous-espèce.

FIG. 2.
Triaenops persicus majusculus, subsp. nov.
Baculum.
A. Spécimen MG 1074.43; B. Spécimen MG 1074.44.

Myotis megalopus (Dobson)

Vespertilio megalopus Dobson, Ann. Mag. nat. Hist. (4) 16: 261, 1865. Gabon.
Grotte de Loudima (sans date) — 1 ♀ — coll. Adam — IRSC.

La calosité du pouce est bien marquée. Les deux dernières vertèbres caudales dépassent de la membrane interfémorale. Les teintes du pelage sont les suivantes: sous-poil brun sombre; sur le dessus, l'extrémité des poils est châtain clair, dessous, elle est gris clair. La ressemblance avec *Myotis daubentoni* d'Eurasie est frappante, comme l'avait déjà remarqué DOBSON.

Myotis megalopus restait une espèce quasi mythique, connue seulement par sa description originale (le type et un paratype), décrite il y a bientôt un siècle et provenant du Gabon. La description de DOBSON est très claire et s'applique parfaitement à notre spécimen.

Le statut taxonomique a été longtemps rendu confus par THOMAS. On peut résumer l'historique de cette espèce ainsi:

En 1872, DOBSON décrit un *Vespertilio macropus* du Cachemire. Comme ce nom est préoccupé par *Vespertilio macropus* Gould, 1854 (d'Australie), DOBSON propose en 1873 de lui substituer le nom nouveau de *longipes*. En 1875, DOBSON décrit une nouvelle espèce, sous le nom de *Vespertilio megalopus*, dont la localité typique est « Gaboon ». Dans sa monographie de 1878, DOBSON maintient ses deux espèces qu'il distingue parfaitement et dont il donne pour chacune une figure de l'oreille; *megalopus* est représenté par 2 ♂♂ du Gabon. C'est THOMAS (1915) qui vient jeter le doute dans les esprits lorsqu'il déclare qu'après examen des types de *megalopus* et *longipes*, ces deux espèces sont identiques et que le nom de *longipes* seul est valable.

Myotis megalopus, en millimètres

	♀ — Congo		♂ — Gabon Type Dobson, 1875
Tête + corps	48		41,9
Avant-bras	37,2		36,8
3ᵉ doigt, métacarpe	34	55	58,4
— 1ʳᵉ phal.	12		
— 2ᵉ phal.	9		
4ᵉ doigt, métacarpe	33	52	—
— 1ʳᵉ phal.	9		
— 2ᵉ phal.	10		
5ᵉ doigt, métacarpe	32	49	48,3
— 1ʳᵉ phal.	9		
— 2ᵉ phal.	8		
Tibia	17,5		15,2
Pied (sans griffes)	9		—
Pied (avec griffes)	—		10,2
Queue	38		40,6
Crâne:			
Longueur totale	14,9		
Largeur zygomatique	9,5		
Largeur M^3-M^3	6,4		
Rangée dentaire C-M^3	6,5		
Longueur mandibule	10,8		
Rangée dentaire I-M_3	7,3		

Jusqu'à la trouvaille récente de J.-P. Adam, on n'avait pas repris ce petit *Myotis*. Il nous paraît que les données de Dobson sont exactes, et que par conséquent l'espèce africaine doit s'appeler *Myotis megalopus* (Dobson, 1875) et l'espèce asiatique *Myotis longipes* (Dobson, 1873). Dans le synopsis des espèces du genre *Vespertilio*, Dobson (1878) place son *V. longipes* à côté de *V. capaccinii* et son *V. megalopus* à côté de *V. daubentoni*. Ces notions nous paraissent encore très valables; nous avons vu que *megalopus* est effectivement une espèce très proche de *daubentoni*, alors que *longipes* est indiqué comme très voisin de *capaccinii* par Meyer-Œhme (1965) qui a récemment examiné plusieurs spécimens d'Afghanistan.

Au vu de son anatomie, on peut supposer que *M. megalopus*, comme les autres espèces du sous-genre *Leuconoe*, chasse des proies plus ou moins aquatiques, au-dessus de l'eau. La grotte de Loudima est d'ailleurs proche d'une rivière.

Eptesicus tenuipinnis (Peters)

Vesperus tenuipinnis Peters, Monatsber. K. Preuss. Akad. Wiss. Berlin: 263, 1872. Guinée.
Brazzaville, 11.11.1964 — 1 ♀ immat., coll. Taufflieb (3398) — IRSC.

Cette espèce à large répartition géographique a déjà été signalée quelques fois à Brazzaville: Pousargues (1896), Brosset (1966 *a*).

Pipistrellus nanus (Peters)

Vespertilio nanus Peters, Reise n. Mossamb., Säugeth.: 63, 1852. Inhambane, Mozambique.
Grotte de Loudima (sans date) — 1 spécimen, coll. Adam — MP.

L'exemplaire est semblable à ceux que nous avons collectés au Gabon. Probablement très commune partout, cette espèce est inféodée écologiquement aux bananiers, dont elle colonise les bourgeons terminaux.

Notre spécimen aurait été pris dans une grotte, ce qui constitue une localisation anormale pour cette espèce [1].

P. nanus a déjà été signalé à plusieurs reprises dans le Congo-Brazzaville.

Miniopterus minor Peters

Miniopterus minor Peters, Monatsber. K. Preuss. Akad. Wiss. Berlin 1866: 885, 1867. Côte de Zanzibar.
Grotte de Meya-Nzouari, 7.1961 — 2 ♂♂, 1 ♀, coll. Taufflieb (1644) — MG 1074.11 à 13.
Grotte de Loudima, 2.9.1964 — 1 ♀ immat., coll. Taufflieb (3413 *b*) — IRSC.
Grotte du Viaduc
Grotte de Doumboula } 6 ♂♂, 10 ♀♀, coll. Adam — MP.
Grotte de Mpasa

Hayman (1954) a fait connaître ce petit minioptère de Thysville (Congo-Kinshasa). On sait que l'espèce *minor* comprend actuellement quatre sous-espèces, soit:

---

[1] Paulian et Grjebine (Natural. malgache 1953) signalent la trouvaille de *Pipistrellus nanus* dans des grottes de la réserve de Namoroka, à Madagascar.

minor Peters, 1867 — Afrique orientale et (?) bas Congo
manavi Thomas, 1906 — Madagascar
fraterculus Thomas et Schwann, 1906 — Afrique du Sud
griveaudi Harrison, 1959 — Grande Comore.

Miniopterus minor, en millimètres

	Nombre de mensurations	Minimum	Maximum	Moyenne
Avant-bras	19	37,2	39,8	38,8
3e doigt, métacarpe	8	32,5	34	33,5
— 1re phal.	8	9	10,5	9,8
— 2e phal.	8	24	32	27,1
4e doigt, métacarpe	8	30	33	32,4
— 1re phal.	8	6,5	9	7,3
— 2e phal.	8	13	15	14,3
5e doigt, métacarpe	8	28,5	30,5	29,4
— 1re phal.	8	7	9	8,1
— 2e phal.	8	5	8	6,6
Tibia	8	15	15,9	15,3
Crâne:				
Longueur totale	6	13,6	14,3	14
Largeur zygomatique	6	7,6	7,7	7,6
Largeur M^3-M^3	6	5,5	5,8	5,7
Rangée dentaire C-M^3	6	5,1	5,5	5,3
Longueur mandibule	6	9,7	10,3	10
Rangée dentaire I-M_3	6	6,3	6,6	6,4

D'après les mensurations publiées, en particulier celles de HARRISON (1959), c'est de la forme typique que nos exemplaires se rapprochent le plus: *manavi* et *griveaudi* sont plus petits, *fraterculus* est plus grand. Nos minioptères du Congo semblent à peine plus grands que *m. minor*. Si l'on devait les séparer de celui-ci en tant que sous-espèce particulière, il est probable que le nom de *newtoni* devrait leur être attribué. *Miniopterus newtoni* Bocage (1889) n'est connu que par sa description originale basée sur des spécimens de l'île de Saint-Thomé, mais les quelques mensurations publiées (malheureusement aucune du crâne) correspondent parfaitement à celles de nos exemplaires.

Nous croyons donc pouvoir ajouter, au moins provisoirement, à la liste des formes de *Miniopterus minor* une cinquième sous-espèce:

newtoni Bocage, 1889 — Ile de Saint-Thomé et (?) bas Congo.

Il s'agit encore d'un chiroptère dont les affinités orientales sont évidentes. A partir de l'est et du sud de l'Afrique, cette espèce a dû peupler la bordure méridionale du massif forestier congolais, jusqu'à l'île de Saint-Thomé, située dans l'Atlantique au large du Gabon. Cependant, ce minioptère ne semble pas pénétrer dans le massif forestier proprement dit, que peuple une espèce différente, *Miniopterus inflatus*. En effet, nous n'avons jamais rencontré *Miniopterus minor*, espèce troglophile, dans les nombreuses cavités souterraines que nous avons explorées au Gabon, au Cameroun et dans le nord de la République du Congo. Eisentraut (1963, 1964) et Verschuren (1957) ne le signalent pas davantage au nord de l'Equateur.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Adam, J.-P. et G. Vattier. 1967. *« Bittori » laboratoire souterrain de l'O.R.S.T.O.M. en Afrique intertropicale (République du Congo).* Spelunca (4), Mém. 5: 220-222.

Aellen, V. 1952. *Contribution à l'étude des chiroptères du Cameroun.* Mém. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 8: 1-121.

— 1956. *Speleologica africana. Chiroptères des grottes de Guinée.* Bull. IFAN 18 A: 884-894.

— 1959. *Chiroptères nouveaux d'Afrique.* Arch. Sci., Genève 12 (2): 217-235.

Andersen, K. 1912. *Catalogue of the Chiroptera in the collection of the British Museum, 2e edit. I. Megachiroptera.* London: CI+854 pp.

Bocage, J. V. Barboza du. 1889. *Chiroptères de l'île de Saint-Thomé.* J. Sci. math. phys. nat. Lisboa (2) 1 (3): 197-199.

Brosset, A. 1966a. *Contribution à la faune du Congo (Brazzaville). Mission A. Villiers et A. Descarpentries. XX. Chiroptères.* Bull. IFAN 28 A: 362-370.

— 1966b. *La biologie des chiroptères.* Paris: VII+ 240 pp.

— 1966c. *Les chiroptères du Haut-Ivindo (Gabon).* Biol. gabon. 2 (1): 47-86.

Dobson, G. E. 1878. *Catalogue of the Chiroptera in the collection of the British Museum.* London: XLII + 567 pp.

— 1879. *Notes on some Species of Chiroptera from Zanzibar, with Descriptions of new and rare Species.* Proc. zool. Soc. London 1879: 715-719.

Dorst, J. 1948. *Les chiroptères du genre Triaenops Dobson (Hipposidérinés).* Mammalia 12: 15-21.

Eisentraut, M. 1959. *Der Rassenkreis Rousettus aegyptiacus E. Geoff.* Bonn. zool. Beitr. 10 (3-4): 218-235.

— 1960. *Zwei neue Rhinolophiden aus Guinea.* Stuttgarter Beitr. Naturk. 39: 1-7.

— 1963. *Die Wirbeltiere des Kamerungebirges.* Hamburg et Berlin: 353 pp.

— 1964. *La faune de chiroptères de Fernando-Po.* Mammalia 28: 529-552.

— et H. Knorr. 1957. *Les chauves-souris cavernicoles de la Guinée Française.* Mammalia 21: 321-340.

Harrison, D. L. 1955. *On a collection of mammals from Oman, Arabia, with the description of two new bats.* Ann. Mag. nat. Hist. (12) 8: 897-910.

— 1959. *A new subspecies of lesser long-winged bat Miniopterus minor Peters, 1867, from the Comoro Islands.* Durban Mus. Novit. 5 (15): 191-196.

Harrison, D. L. 1963. *On the occurence of the leaf-nosed bat Triaenops afer Peters, 1877, in Mozambique.* Durban Mus. Novit. 7 (3): 71-72.

— 1964. *The mammals of Arabia. Volume I.* London: XX + 192 pp.

Hayman, R. W. 1954. *Notes on some African Bats, mainly from the Belgian Congo.* Rev. Zool. Bot. afr. 50 (3-4): 277-295.

— X. Misonne, W. Verheyen et V. Aellen. 1966. *The bats of the Congo and of Rwanda and Burundi.* Ann. Mus. roy. Afr. centr. In-8 — Zool. 154: 105 pp.

Hill, J. E. 1963. *A revision of the genus Hipposideros.* Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Zool. 2 (1): 129 pp.

Koopman, K. F. 1965. *Status of forms described or recorded by J. A. Allen in « The American Museum Congo Expedition Collection of Bats ».* Amer. Mus. Novit. 2219: 34 pp.

— 1966. *Taxonomic and distributional notes on southern African bats.* The Puku 4: 155-165.

Kuhn, H.-J. 1962. *Zur Kenntnis der Microchiroptera Liberias.* Zool. Anz. 168 (5/6): 179-187.

— 1965. *A provisional check-list of the mammals of Liberia.* Senck. biol. 46 (5): 321-340.

Kulzer, E. 1962. *Fledermäuse aus Tanganyika.* Z. Säugetierk. 27 (3): 164-181.

Lawrence, B. 1964. *Notes on the Horseshoe Bats Hipposideros caffer, ruber and beatus.* Breviora 207: 5 pp.

— et A. Novick. 1963. *Behavior as a taxonomic clue : relationships of Lissonycteris (Chiroptera).* Breviora 184: 16 pp.

Malbrant, R. et A. Maclatchy. 1949. *Faune de l'Equateur Africain Français. II. Mammifères.* Encycl. biol. 36: 323 pp.

Matthews, L. H. 1941. *Notes on the genitalia and reproduction of some African bats.* Proc. zool. Soc. London 111 B: 289-346.

Meyer-Oehme, D. 1965. *Die Säugetiere Afghanistans (Teil III). Chiroptera.* Science, Kabul: 42-58.

Monard, A. 1939. *Résultats de la Mission scientifique du Dr Monard en Guinée Portugaise 1937-1938. III. Chiroptères.* Arq. Mus. Bocage 10: 49-80.

Novick, A. 1958. *Orientation in paleotropical bats. II. Megachiroptera.* J. exper. Zool. 137 (3): 443-460.

Pousargues, E. de. 1896. *Etude sur les Mammifères du Congo Français.* Ann. Sci. nat. Zool. (8): 129-416.

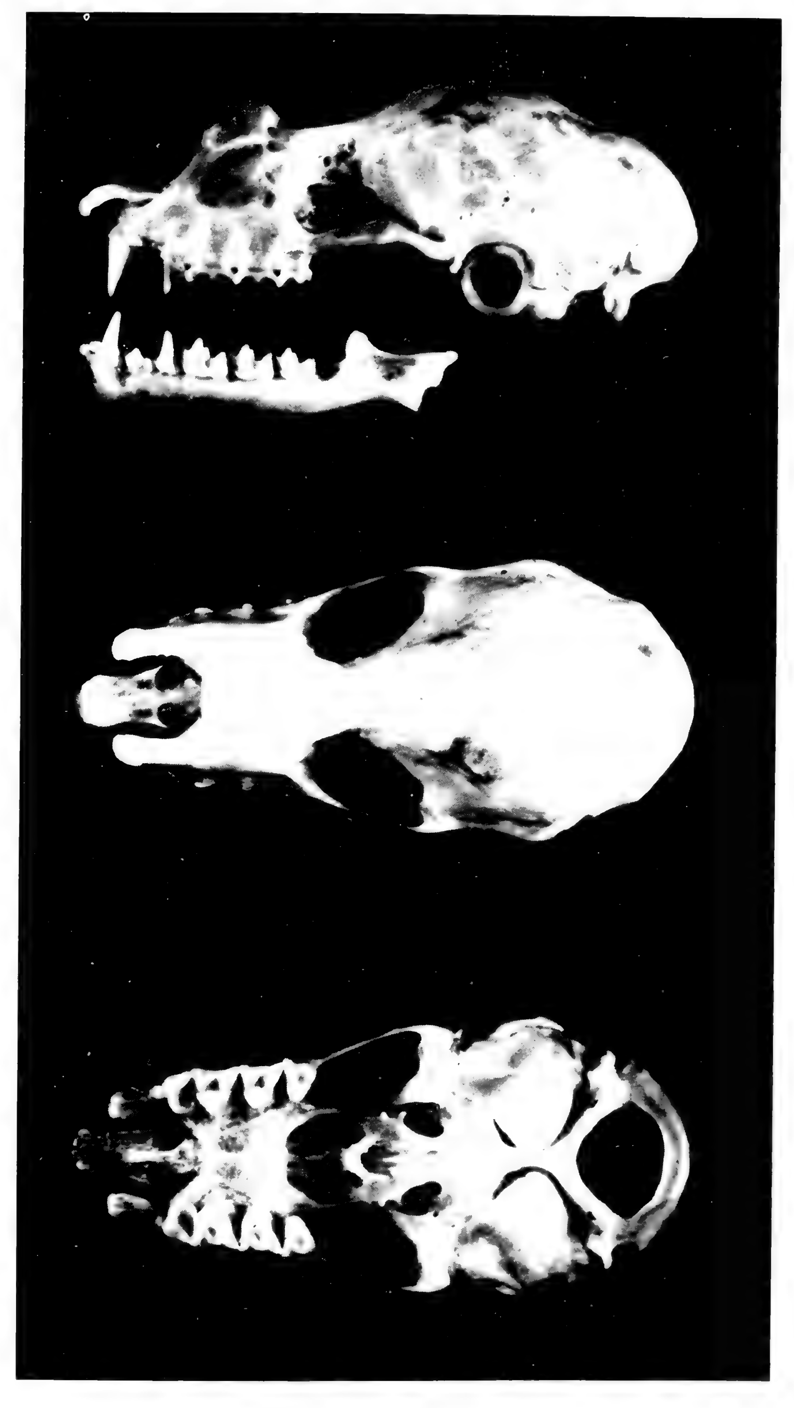
Senna, A. 1914. *Chirotteri raccolti da S. A. R. La Duchessa d'Aosta nella regione dei grandi laghi dell'Africa equatoriale.* Annuar. Mus. zool. Univ. Napoli 4 (9): 1-8.

Tate, G. H. H. 1941. *Results of the Archbold Expeditions. No. 36. Remarks on some Old World Leaf-nosed Bats.* Amer. Mus. Novit. 1140: 11 pp.

Taufflieb, R. 1962. *Acariens Mésostigmates actuellement connus en République du Congo (Acarina ; Laelaptidae, Spinturnicidae).* Bull. Inst. Rech. scient. Congo 1: 109-113.

Thomas, O. 1915. *Scientific Results from the Mammal Survey. No. X. — A. — The Indian Bats assigned to the genus Myotis.* J. Bombay nat. Hist. Soc. 23 (4): 607-612.

Verschuren, J. 1957. *Ecologie, biologie et systématique des Chéiroptères.* Expl. Parc Nation. Garamba. Bruxelles 7: 473 pp.



Rhinolophus adami, sp. nov.

Type, ♀ ad.

(Photos G. Dajoz)

Tome 75 Fascicule 3 1968

REVUE SUISSE
DE
ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

DE GENÈVE

GENÈVE
IMPRIMERIE KUNDIG
SEPTEMBRE 1968

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 75 — FASCICULE 3

Administration

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

1211 GENÈVE 6

PRIX DE L'ABONNEMENT:

SUISSE Fr. 105.— UNION POSTALE Fr. 110.—

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées

à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*,

Muséum d'Histoire naturelle, Genève

Tome 75, nº 15 à 41. — Septembre 1968

COMMUNICATIONS
FAITES A L'ASSEMBLÉE GÉNÉRALE DE LA SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE,
TENUE A NEUCHÂTEL LES 27 ET 28 AVRIL 1968

MITGETEILT AN DER GENERALVERSAMMLUNG DER SCHWEIZERISCHEN
ZOOLOGISCHEN GESELLSCHAFT IN NEUENBURG DEN 27. UND 28. APRIL 1968

Communications publiées plus tard ou ailleurs :

Werden später oder an anderem Orte veröffentlicht :

De Haller, G. (Genève). Morphogénèse expérimentale chez les Ciliés: 1. Effets d'une irradiation U.V. sur la genèse des trichocystes chez *Paramecium aurelia.*

De Haller, G. (Genève.) Cytolysomes chez *Paramecium aurelia* après un traitement au Tellure.

Guénin, H. A. (Lausanne). Le complexe axial et l'appariement des chromosomes méiotiques chez *Tenebrio molitor* L. (Col. Ten.) et chez *Tachycines asynomarus* Aden. (Orth. Tett.).

Vaucher, C. (Neuchâtel). *Collyricloides massanae* n. gen. n. sp. (Collyriclidae), Trématode vivant dans les kystes de l'intestin du mulot *Apodemus flavicollis* (Melchior).

Scholl, A. (Berne) und **Eppenberger, H. M.** (Neuchâtel). Vergleichende Untersuchung der Kreatin-Kinase-Isoenzyme bei Vögeln.

Geiger, W., Huggel, H. J. et **Perret, M. M.** (Genève). Développement embryonnaire du cœur de la truite: Les tissus différenciés du cœur.

N° 15. **D. Meyer-Grassmann** und **Ch. Schlatter.** — Entwicklungsweise von *Lytta vesicatoria* (L.) (Coleopt., Meloidae) im Laboratorium, und Zeitpunkt der Cantharidinsynthese. (Zusammenfassung).

Adulte Männchen von *Lytta vesicatoria* synthetisieren, wie sich nach Injektion radioaktiver Vorläufer zeigte, die Substanz Cantharidin, adulte Weibchen hingegen nicht, obwohl die betreffende Substanz auch bei den Weibchen nachgewiesen werden kann.

Um mehr über diesen biochemischen Geschlechtsunterschied zu erfahren, entwickelten wir eine Laborzuchtmethode. Wir stellten fest, dass 7 Larvenstadien und die 4 bekannten hypermetamorphen Larvenformen (Triungulinus-Larve, zweite Larvenform, Pseudochrysalis, vierte Larvenform) auftreten.

Zehn untersuchte Larven des 4. und 5. Stadiums synthetisierten Cantharidin. Deshalb darf man annehmen, das im adulten Weibchen nachweisbare Cantharidin sei mindestens zum Teil in der Larvenzeit gebildet worden.

Über die biologische Bedeutung dieses biochemischen Geschlechtsunterschiedes ist nichts bekannt.

N° 16. **Robert Matthey** et **Francis Petter.** — Existence de deux espèces distinctes, l'une chromosomiquement polymorphe, chez des *Mus* indiens du groupe *booduga.* Etude cytogénétique et taxonomique. (Avec 25 figures dans le texte)

Institut de Biologie animale et de Zoologie, Université de Lausanne.
Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

SOMMAIRE

1. Introduction

En 1837, Gray avait proposé la création d'un genre *Leggada* pour l'espèce *booduga* décrite par lui de la péninsule indienne. Miller (1910) contestait la validité de ce taxon et Thomas (1914), se ralliait á ce point de vue. Cependant, le même Thomas (1919), revenant sur son opinion, considérait comme appartenant au genre *Leggada*, non seulement *booduga* mais aussi les petites Souris africaines à long museau qui, dans les classifications modernes, forment trois groupes

d'espèces du genre *Mus*, soit *minutoides*, *tenellus* et *bufo-triton* (cf. ELLERMAN, 1941, où figurent les références systématiques précitées).

A partir de 1958, j'ai étudié 237 spécimens de ces *Leggada* africaines et mis en évidence un polymorphisme chromosomique intraspécifique de nature essentiellement robertsonienne, polymorphisme qui caractérise diverses espèces de chacun des trois groupes, les populations étant alors formées d'homozygotes et d'hétérozygotes pour des mutations chromosomiques de type fusion/fission. Moins fréquemment, d'autres mutations ont été rencontrées: c'est ainsi qu'une inversion péricentrique intéressant l'un des constituants d'une paire normalement formée de deux métacentriques a été mise en évidence mais uniquement à l'état hétérozygote et dans un sexe seulement, chez *Mus minutoides minutoides* femelle. Enfin, une délétion partielle *(Mus minutoides musculoides)* ou totale *(Mus triton)* d'un bras de l'un des chromosomes **X** n'a été observée, comme la précédente, qu'à l'état hétérozygote et chez la femelle uniquement.

Ces deux types de mutations (inversion péricentrique et délétion) se maintiennent avec une fréquence élevée dans les populations où elles se manifestent et ne sont donc pas létales. Il est dès lors difficiles de comprendre pourquoi elles n'apparaissent pas, chez la femelle, à l'état homozygote et pourquoi, contrairement aux prévisions statistiques, elles font défaut chez le mâle.

Mentionons encore que, pour les *Leggada* africaines des groupes *minutoides* et *tenellus*, le **N.F.** (nombre fondamental) est de 36, les nombres diploïdes étant compris entre 36 et 18 (éventail robertsonien).

Et rappelons enfin l'existence de deux types principaux de chromosomes sexuels: certaines formes ont un **X** et un **Y** dits « primitifs » *(PR)*, semblables à ceux de la Souris domestique: tous deux sont des acrocentriques extrêmes (télocentriques ?), l'**X** égal ou plus grand que le plus long autosome, l'**Y** égal ou plus petit que l'autosome le plus court. A la méiose, l'**X** et l'**Y** s'unissent au niveau de leurs centromères, cette union n'étant pas de nature chiasmatique.

Le second type, dit « transloqué » *(TR)*, résulte de la translocation de chromosomes sexuels *PR* sur les deux homologues d'une paire autosomique ce qui assure la présence de segments pairs d'où association chiasmatique de l'**X** et de l'**Y** lors de la méiose.

En complément de ces recherches, il devenait intéressant d'examiner la cytologie chromosomique des espèces indiennes, spécialement celle de *Mus booduga*. Plusieurs questions se posaient à leur propos: 1) existe-t-il des arguments d'ordre cytogénétique de rapprocher *Mus booduga* des *Leggada* africaines, conformément à l'opinion, actuellement abandonnée, de THOMAS (1919) ? Si tel n'est pas le cas, le genre *Leggada* perd toute signification taxonomique et doit être rayé de la nomenclature zoologique. 2) la formule chromosomique de *Mus booduga* correspond-elle à celle de *Mus musculus* et des formes voisines où nous avons affaire à 40 chromosomes acrocentriques (**N.F.** = 40) ? 3) un polymorphisme chromo-

somique est-il présent chez *Mus booduga* et, dans l'affirmative, de quel type relève-t-il ? 4) les données cytogénétiques contribuent-elles à éclairer les problèmes d'ordre taxonomique et systématique qui se posent à propos des Souris du groupe *booduga*?

2. Matériel et technique

Grâce au concours du professeur M. D. L. Srivastava (Allahabad), du professeur H. Bloch, directeur scientifique de la CIBA (Bâle) et du Dr R. Singh Grewal, CIBA Research Centre (Bombay), j'ai reçu quinze exemplaires vivants (huit ♂♂ et sept ♀♀) de « pigmy-mice » capturés dans une rizière des environs de Madras.

Rates et gonades ont été utilisés pour la confection de « squashes », selon ma technique habituelle: injection de 0,5 cc d'une solution de colcémide CIBA à 1‰, 90 minutes avant de sacrifier l'animal; les organes, plongés dans une solution à 1‰ de citrate de soude, sont découpés en menus fragments qui séjournent 12 minutes dans ce bain hypotonique. La fixation se fait à l'acide acétique à 50% et dure de 35 minutes à une heure. L'écrasement des fragments entre lame albuminée et lamelle grasse s'opère à l'aide d'une presse à levier. Les préparations sont placées dans une cuvette à rainures remplie d'alcool 70°. Après quelques heures, les lamelles se détachent, les cellules adhérant aux lames. Celles-ci sont lavées à l'eau distillée et hydrolysées par HCl/*N* durant douze minutes à 56°. La coloration au glychémalun est suivie d'une différenciation rapide par l'alcool acide et d'un lavage prolongé à l'eau courante. Après déshydratation et passage au xylol, les préparations sont montées au Baume de Canada.

Les cadavres des quinze Souris, conservés dans le formol neutre à 10% ont été étudiés par le Dr F. Petter selon les méthodes de la Taxonomie classique. J'attendais avec intérêt les conclusions de cette analyse morphologique car l'étude cytologique de ces Rongeurs qui, vivants, m'apparaissaient appartenir tous à une seule et même espèce, m'avait révélé l'existence, dans mon échantillon, de deux types chromosomiques si distincts qu'ils devaient caractériser deux espèces différentes certainement interstériles. Or, l'analyse du Dr Petter auquel je n'avais pas communiqué mes résultats aboutissait exactement à la même conclusion, soit à l'existence de deux espèces sympatriques référables toutes deux, en première approximation, au groupe *booduga*, l'une correspondant à la description de *Mus booduga booduga* Gray, l'autre à celle de la forme décrite par Ellerman (1961) comme sous-espèce, *Mus booduga dunni* Wroughton. Selon ce dernier auteur, il s'agissait d'une « bonne » espèce, point de vue que la sympatrie de ces deux Souris et les différences observées tant sur le plan morphologique que sur le plan chromosomique justifient complètement. Dans la suite de cet exposé, je parlerai donc de *M. booduga* et de *M. dunni*.

Le nombre diploïde est le même dans les deux espèces, 2N = 40. Chez *M. booduga*, tous les chromosomes sont acrocentriques, y compris les chromosomes sexuels et le caryotype est identique à celui de *M. musculus*. Par contre, *M. dunni* montre un nombre d'autosomes submétacentriques *(SM)* qui, constant pour un individu, diffère d'un sujet à l'autre, 7, 8, 9 ou 10. Dans le cas d'un chiffre impair, il existe en outre une paire hétéromorphe *(p.h.)* constituée d'un *SM* et d'un acrocentrique *(AC)*. L'**X** est un très grand métacentrique, l'**Y** est acrocentrique et aussi long que le plus long autosome de ce type.

A cette brève présentation, je ferai suivre l'exposé détaillé des observations cytogénétiques, puis une discussion générale. Le point de vue du systématicien sera le sujet du chapitre « Taxonomie » rédigé par le D^r^ F. Petter.

3. Observations cytogénétiques

A. Les chromosomes de *M. dunni*

Les treize individus de cette espèce constituent un système polymorphe non-robertsonien s'exprimant par le rapport *AC/SM* qui, abstraction faite des chromosomes sexuels, est égal à 28/10, 29/9, 30/8 et 31/7. Le **N.F.** autosomique est donc de 48, 47, 46 et 45. En ajoutant à ces chiffres les quatre bras des deux **X** (♀), nous obtenons les **N.F.** totaux, soit 52, 51, 50 et 49.

La présence d'une paire hétéromorphe *(p.h.)* est constante chez les individus à nombre de *SM* impair. Elle est formée d'un petit *SM* (Index centromérique ou *I.C.* = 0,30—0,40) et d'un *AC* de même longueur ou un peu plus court (*I.C.* = 0,10—0,20). Le premier de ces deux chromosomes est aisé à repérer en raison de sa taille inférieure à celle des autres *SM* et à son *I.C.* supérieur. La reconnaissance du second se fonde sur la présence d'un bras court très bref mais qui manque chez les autosomes de la série acrocentrique où le centromère apparaît terminal. Cependant, ce bras court n'est pas toujours décelable et l'identification précise est alors exclue.

Les chromosomes sexuels sont caractéristiques: l'**X** est d'une taille égale ou supérieure à celle des plus grands autosomes (jusqu'à 6μ) et montre deux bras subégaux (*I.C.* = 0,40). L'**Y** est l'élément acrocentrique le plus long (jusqu'à 4μ) et ses deux chromatides, étroitement juxtaposées lui confèrent un aspect particulier qui, selon W. Schmid (1967), est celui des segments hétérochromatiques.

Avant de passer à l'examen détaillé des caryotypes de *M. dunni*, signalons encore que, pour chaque individu, dix à vingt cinèses ont été analysées et que je n'ai rencontré aucun cas de variation intra-individuelle du complément chromosomique.

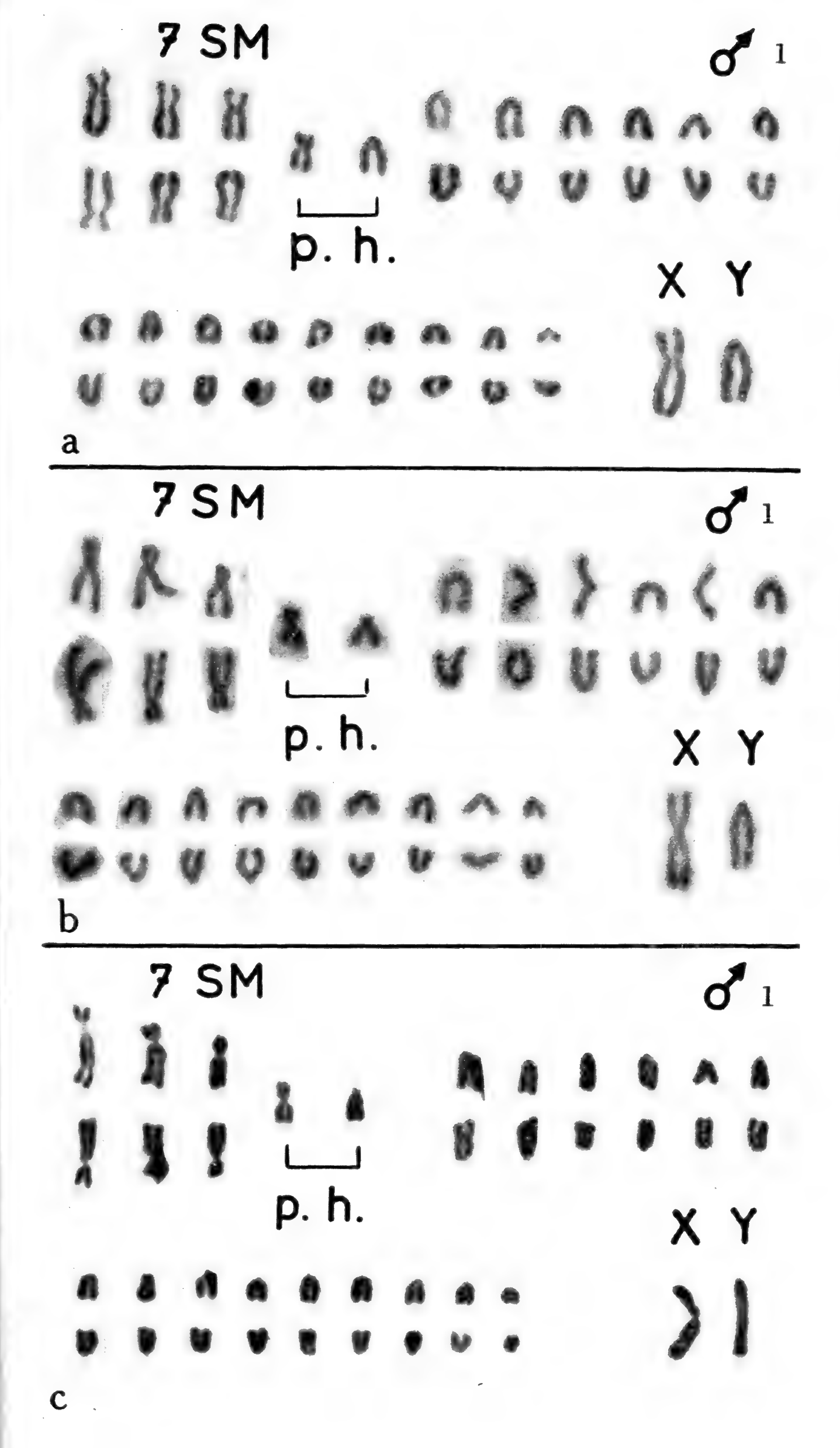


FIG. 1.

a, b, c. M. dunni ♂/1 — Caryogrammes de cinèses avec sept submétacentriques (SM), une paire hétéromorphe *(p.h.)*, l'X et l'Y. × 1.800.

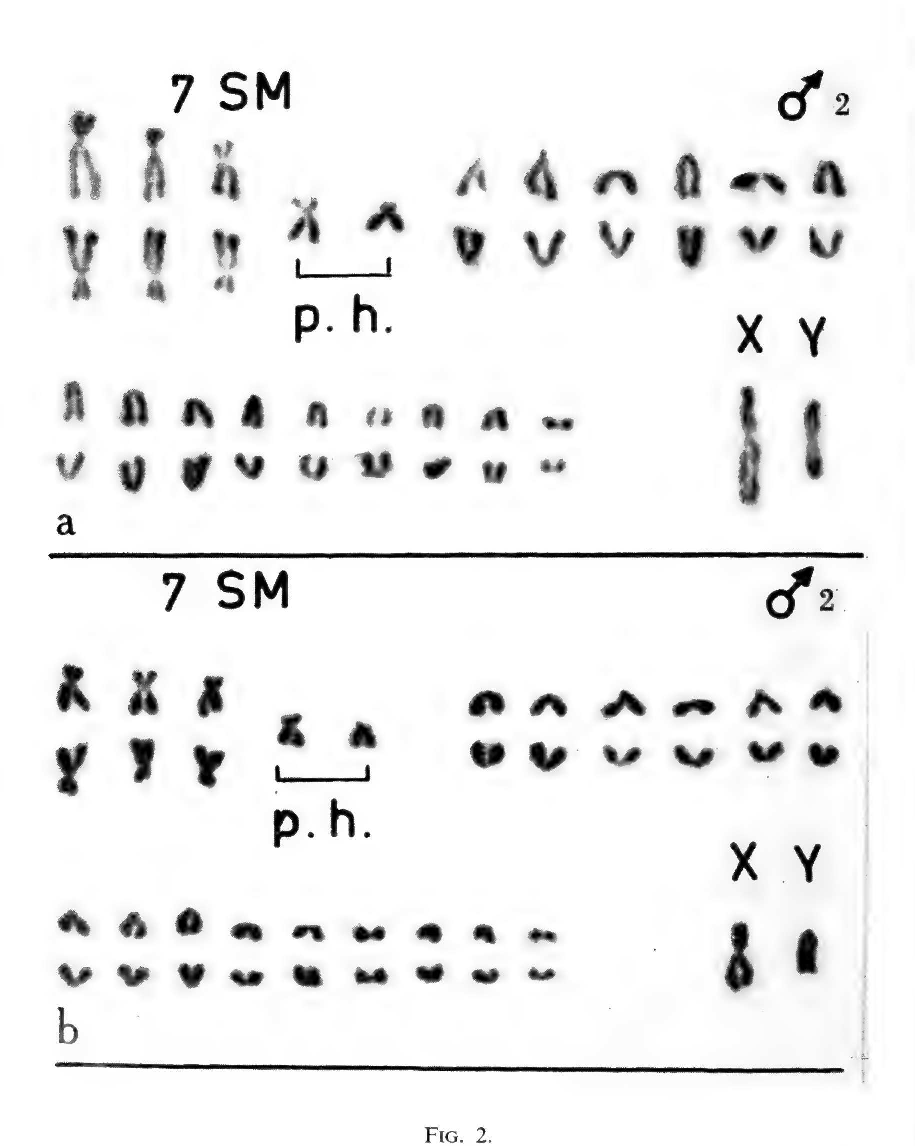


FIG. 2.

a, b. M. dunni ♂/2 — Caryogrammes de cinèses avec sept SM, la paire *p.h.*, l'**X** et l'**Y**. × 1.800.

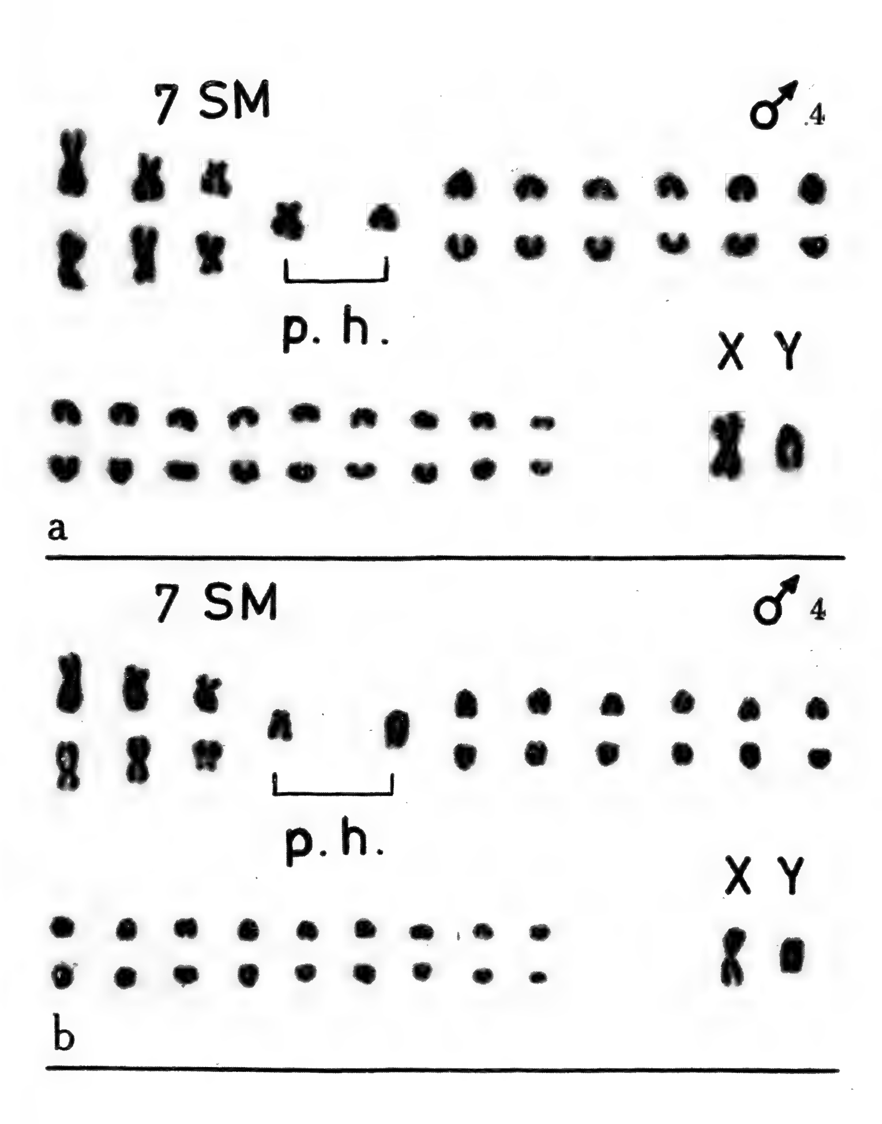


FIG. 3.

a, b. M. dunni ♂/4 — Caryogrammes de cinèses avec sept SM, la paire *p.h.*, l'X et l'Y. × 1.800.

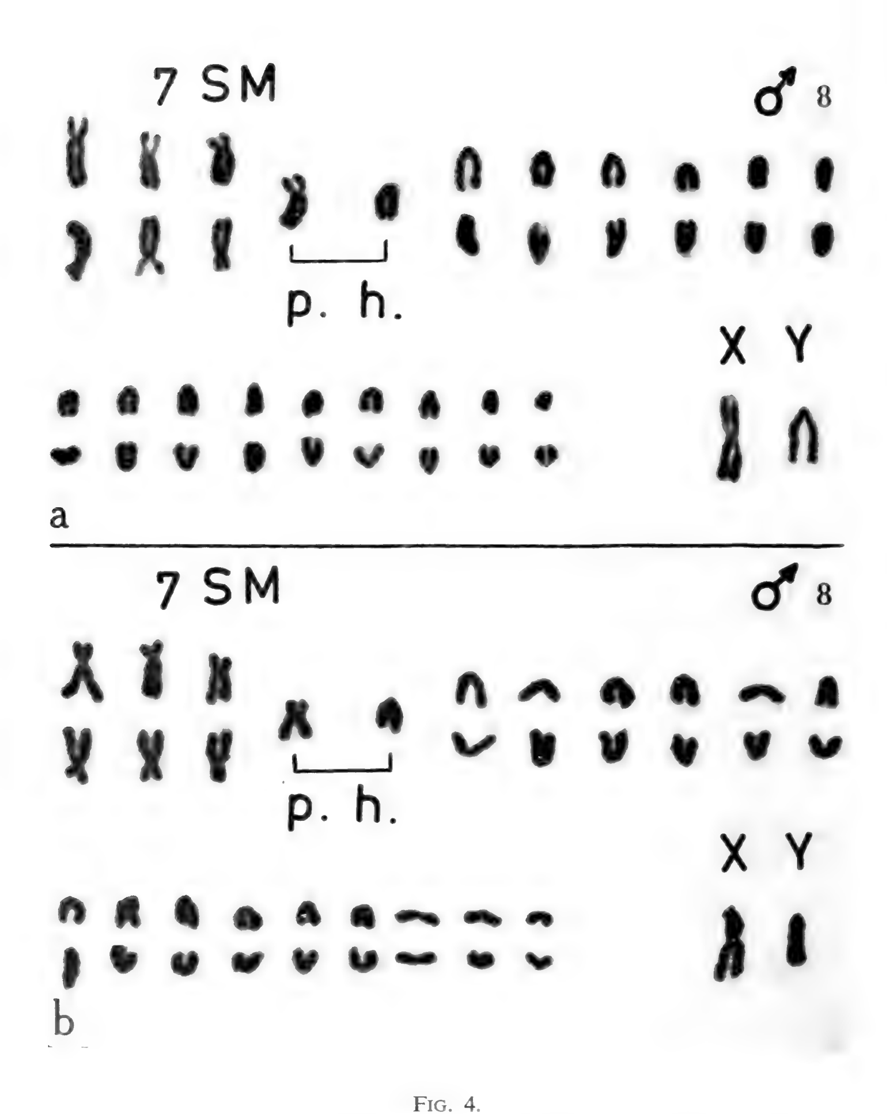


FIG. 4.

a, b. M. dunni ♂/8 — Caryogrammes de cinèses avec sept SM, la paire *p.h.*, l'**X** et l'**Y**.

a) Caryotypes à 7 autosomes submétacentriques

Paire hétéromorphe présente. ♂♂ 1, 2, 4, 9 — ♀♀ 1, 2

(fig. 1-6)

Ce type, rencontré chez six des treize individus est donc le plus fréquent dans mon petit échantillon. Trois paires de *SM* groupent six chromosomes de formes très semblables, leurs *I.C.* étant compris entre 0,25 et 0,35. Du premier au troisième couple, la taille diminue légèrement: par exemple, dans les trois caryogrammes de la fig. 1, les longueurs sont respectivement de 5,5/4,4/4μ; 5,5/4,6/4 μ; 6/5,5/4 μ.

FIG. 5.
M. dunni ♀/1 — Caryogramme de cinèse avec sept SM, la paire *p.h.*, les deux **X**. × 1.800.

Les 30 autosomes acrocentriques ne montrent que rarement l'ébauche d'un bras court comparable alors à un petit bouton. La paire hétéromorphe unit un *SM* de taille nettement inférieure à celles des six autosomes submétacentriques précités (dans la fig. 1: 2,7/3,3/3,3 μ), le *I.C.* étant voisin de 0,40, à un chromosome acrocentrique de même taille ou un peu plus court (dans la fig. 1: 3,3/2,5/2,7 μ) et dont le *I.C.* est environ de 0,10. Etant donné le flou photographique, le calcul de cet *I.C.* n'aboutit qu'à une approximation grossière et je renvoie le lecteur à l'examen des microphotos plutôt que de présenter des tableaux de mesures très imprécises.

Chez les ♂♂ comme chez les ♀♀, les chromosomes sexuels sont faciles à reconnaître, d'après les critères exposés plus haut (quasi métacentrie de l'**X**,

taille de l'Y supérieure, rarement égale, à celle des plus longs acrocentriques, apposition étroite de ses deux chromatides).

C'est ainsi que dans les figures 1-4, le rapport *Longueur d'***Y**/*Longueur du plus grand acrocentrique* est égal à 9/8, 10/8, 11/6, 11/7, 6/4, 5, 4/4, 7/6, 7/5.

Signalons dès maintenant que la méiose du ♂/4 révèle l'existence d'une translocation entre deux *SM*, mutation dont l'analyse sera présentée plus bas.

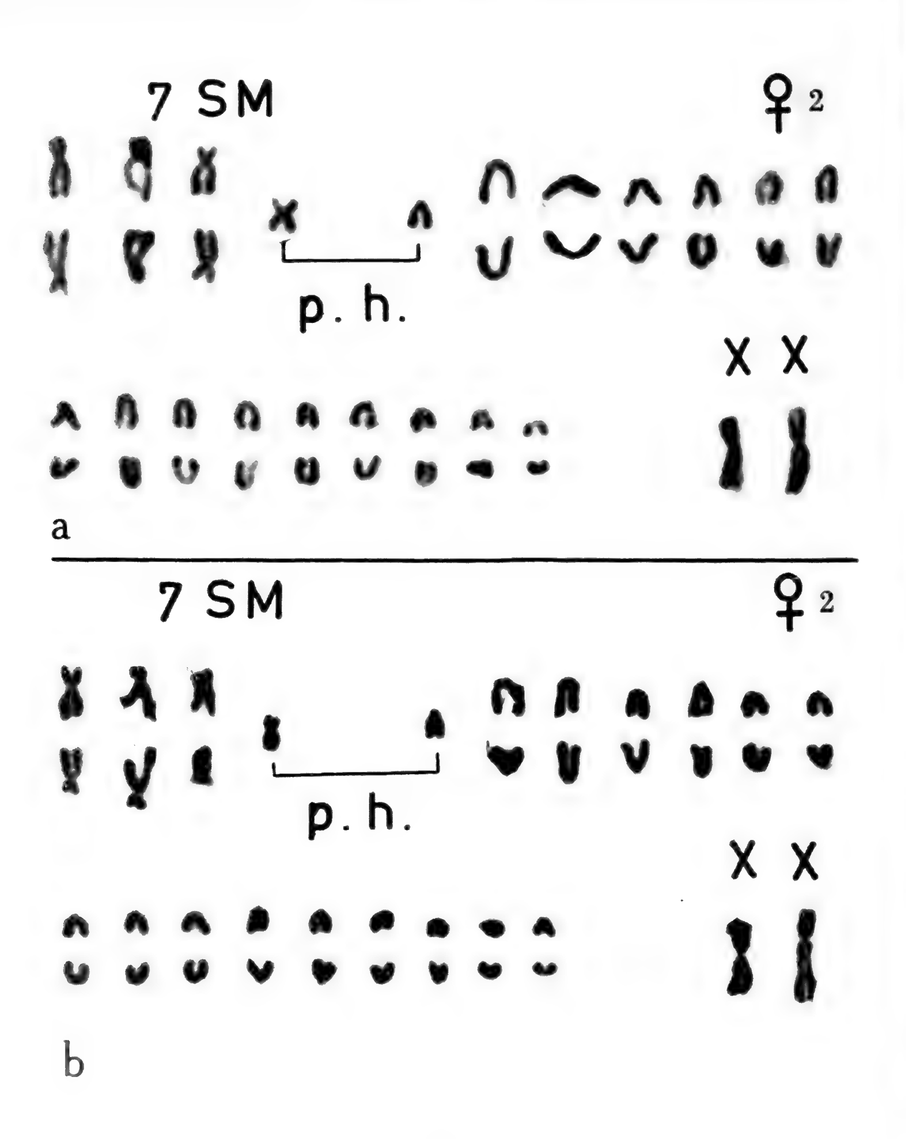


FIG. 6.

a, b. L. dunni ♀/2 — Caryogrammes de cinèses avec sept SM, la paire *p.h.*, les deux **X**. × 1.800.

b) **Caryotypes à 8 autosomes submétacentriques**

Pas de paire hétéromorphe. ♂ 3 — ♀ 5

(fig. 7 et 8)

Chez le ♂/3, il est aisé de constituer les trois paires de *SM* précédemment reconnues. Viennent ensuite deux chromosomes qui doivent être les homologues

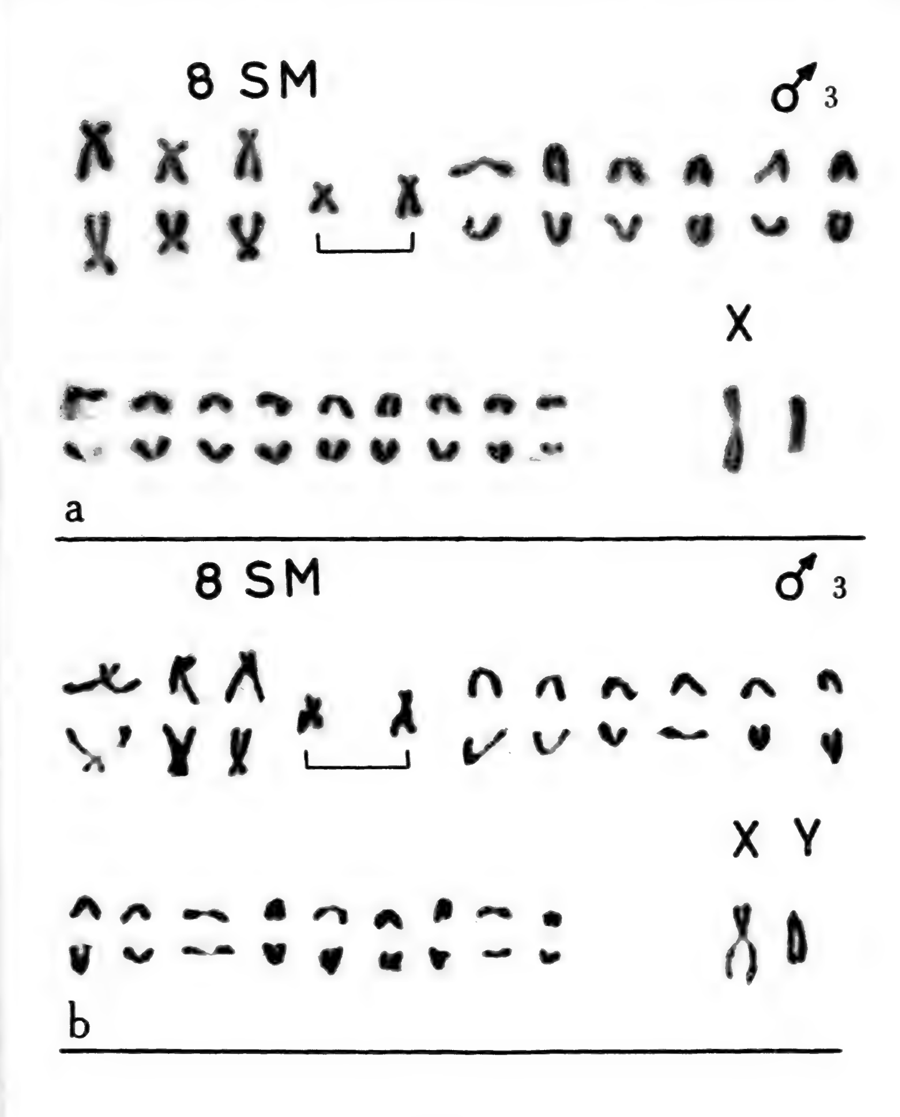


FIG. 7.

a, *b*. *M. dunni* ♂/3 — Caryogrammes de cinèses avec huit SM, la paire *p.h.*, l'X et l'Y. × 1.800.

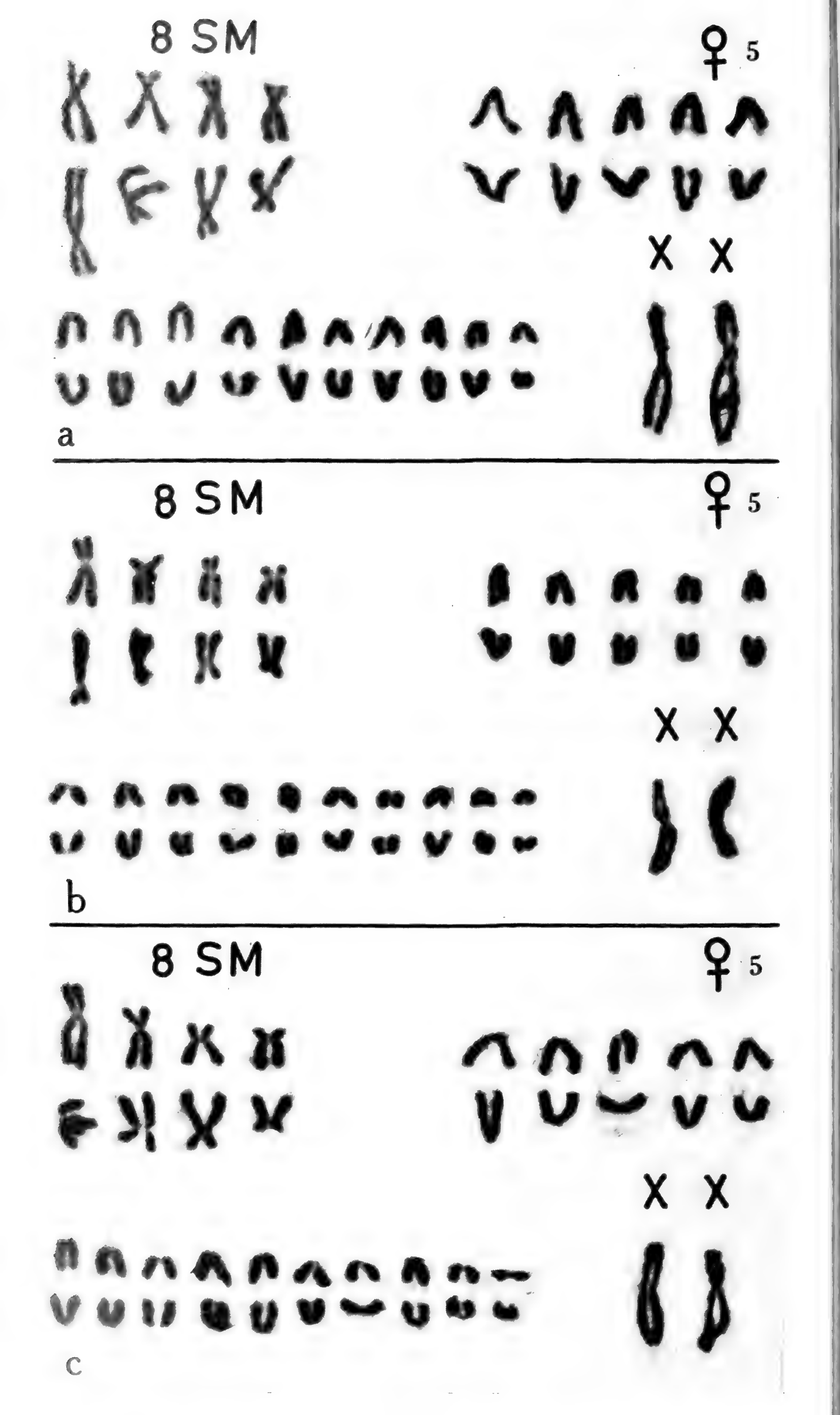


FIG. 8.

a, *b*, *c*. *M. dunni* ♀/5 — Caryogrammes de cinèses avec huit SM, pas de paire *p.h.*, les deux X. × 1.800.

de ceux formant la paire hétéromorphe des sujets de la catégorie à 7 *SM*. Le matériel livré par ce mâle étant peu abondant il est difficile d'affirmer que cette quatrième paire soit homomorphe: en effet, dans la fig. 7 *a*, ces éléments ont les caractéristiques suivantes:

Longueur: 2,7 μ — *I.C.* = 0,30
3,5 μ — *I.C.* = 0,23.

Pour la fig. 7 *b :* 2,5 μ — *I.C.* = 0,26
3,3 μ — *I.C.* = 0,28.

Les différences entre partenaires sont donc assez marquées pour qu'une hétéromorphie ne puisse être exclue. Cependant, chez la ♀/5 (fig. 8), riche en mitoses très bien fixées, la quatrième paire est franchement homomorphe et je suis enclin à admettre que c'est là un caractère valable pour tous les individus à 8 *SM*. L'origine de la paire hétéromorphe des sujets à nombre de *SM* impair est à chercher dans des croisements entre Souris ayant, soit l'une 6, l'autre 8 *SM*, soit l'une 8, l'autre 10 *SM*. Notons que le chiffre 6 n'a pas été observé dans mon matériel, son existence paraissant théoriquement certaine. Pour expliquer la fluctuation du nombre de *SM*, variable d'un individu à l'autre, on peut l'attribuer *a priori*, soit à une inversion péricentrique transformant un *SM* en *AC* (ou l'inverse), soit, moins probablement, comme nous le verrons plus bas, à la délétion du bras court d'un *SM*. Dans la première éventualité, les deux partenaires de la *p.h.* auront la même longueur, alors que, dans la seconde, le chromosome acrocentrique sera plus court. Ce critère qui semble d'application simple est pratiquement peu utilisable parce qu'il est souvent impossible d'identifier avec certitude le constituant acrocentrique de la *p.h.*

c) Caryotypes à 9 autosomes submétacentriques

Paire hétéromorphe présente. ♂♂ 5, 6 — ♀ 3
(fig. 9-11)

En dehors du fait qu'une paire acrocentrique du type à 7 *SM* est remplacée par un couple supplémentaire de *SM*, ces trois sujets ne présentent pas de particularité spéciale. Disons cependant que, si l'identification du constituant acrocentrique de la *p. h.* est correcte chez le ♂/5 et le ♂/6, ce qui n'est pas certain en l'absence d'un bras court distinct, l'hypothèse « inversion péricentrique » semble plus probable que celle faisant appel à une délétion.

Chez la ♀/3, l'existence même d'une *p. h.* est parfois douteuse. Dans la fig. 11 b, la présence d'un métacentrique impair est certaine, alors que dans la fig. 11 a, les constituants de la *p. h.* présumée sont presque homomorphes. L'interprétation proposée semble pourtant la plus probable.

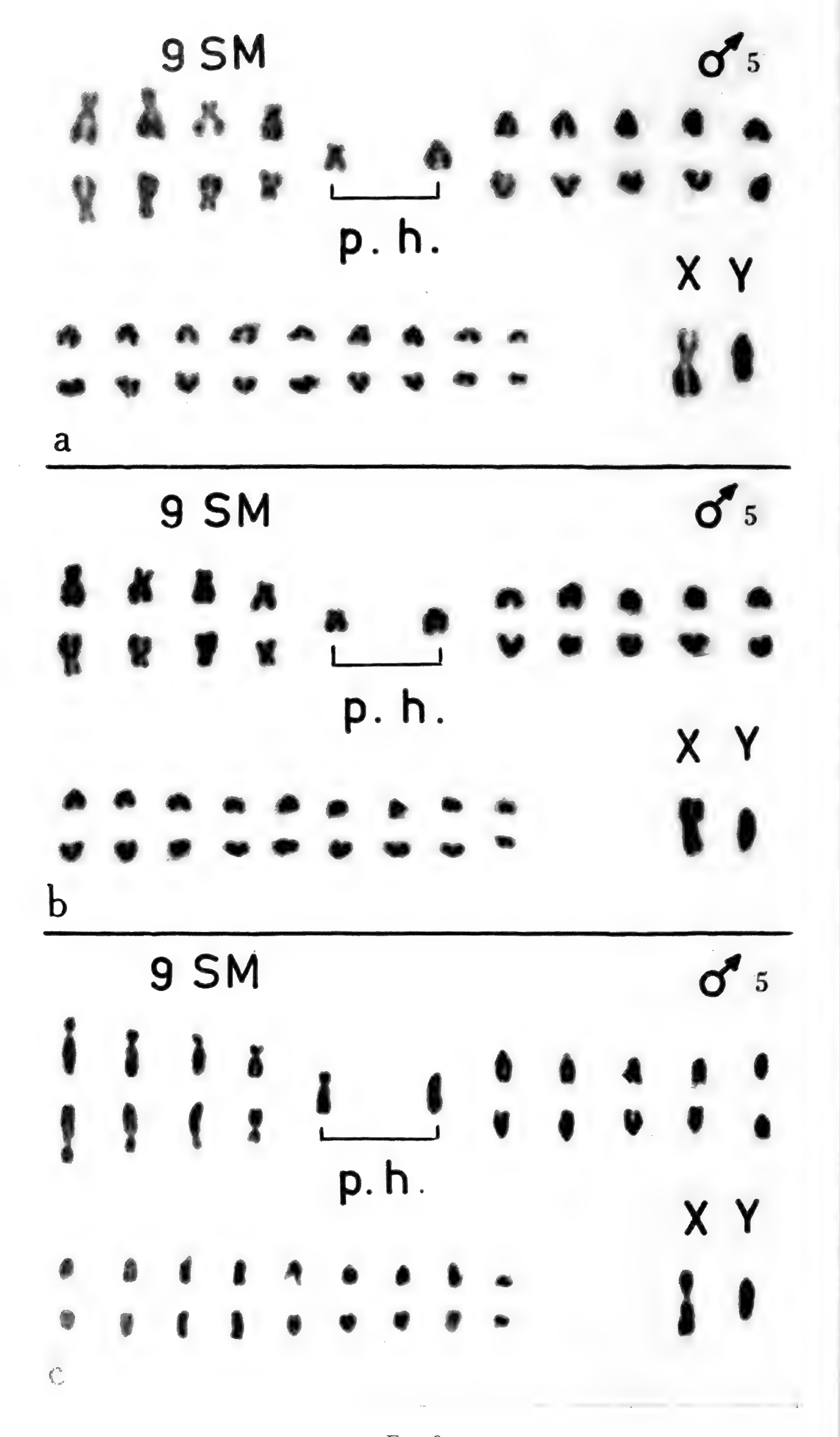


Fig. 9.

a, b, c. M. dunni ♂/5 — Caryogrammes de cinèses avec neuf SM, la paire *p.h.*, l'**X** et l'**Y**. × 1.800.

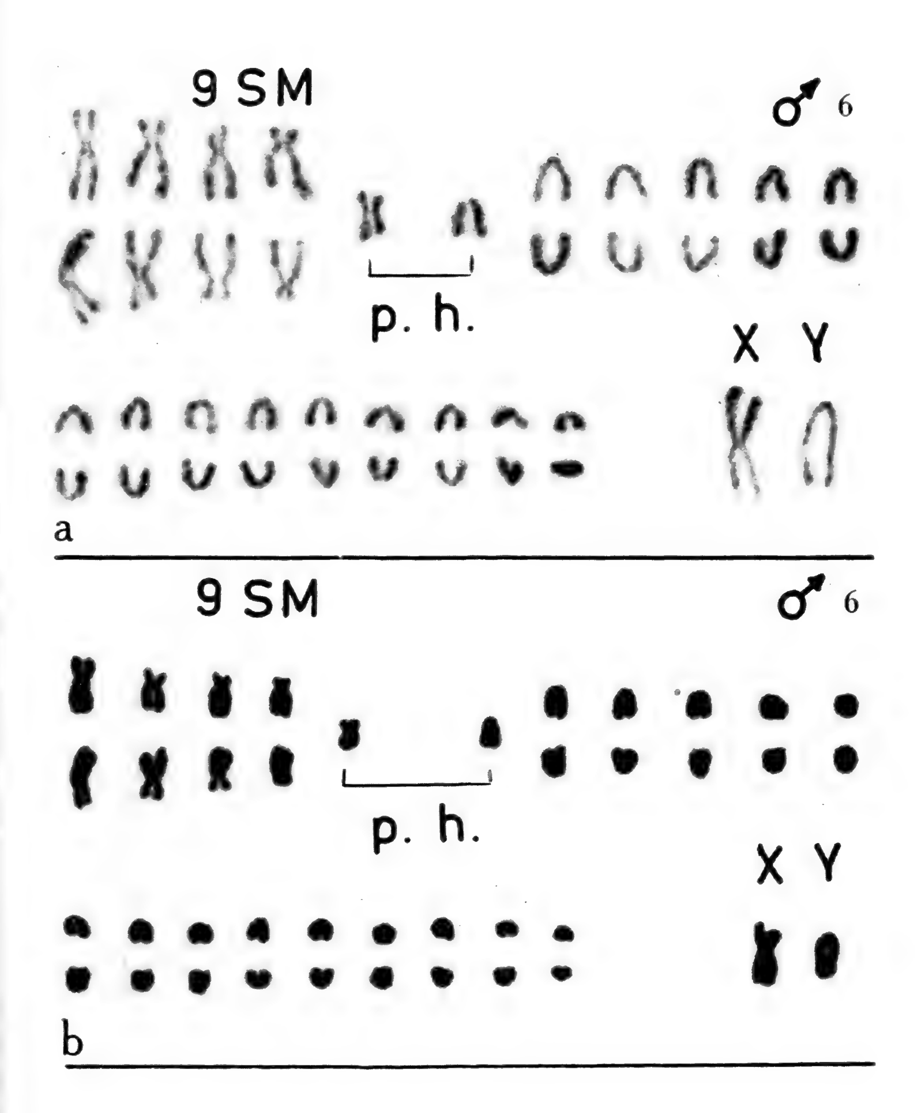


FIG. 10.

a, *b*. *M. dunni* ♂/6 — Caryogrammes de cinèses avec neuf SM, la paire *p.h.*, l'X et l'Y. × 1.800.

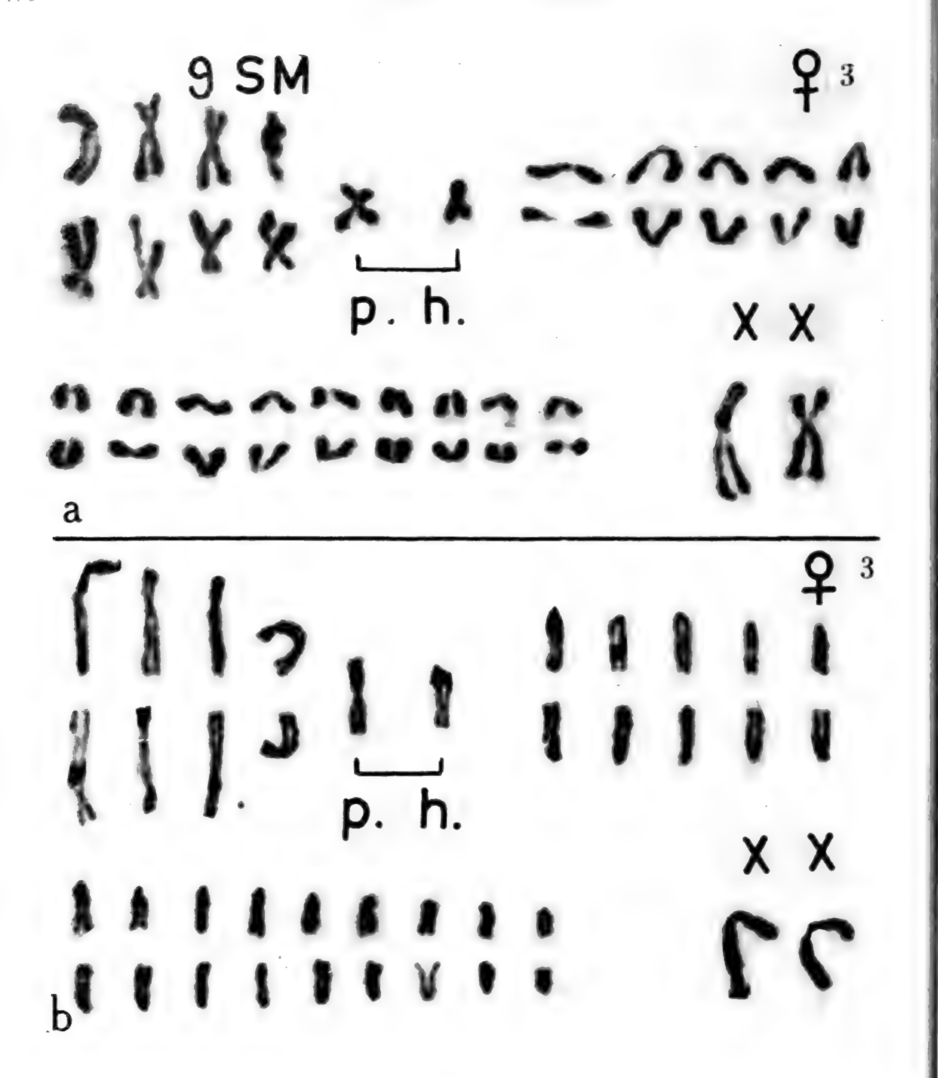


FIG. 11.

a, b. M. dunni ♀/3 — Caryogrammes de cinèses avec neuf SM, la paire *p.h.* (?), les deux **X**. × 1.800.

d) Caryotypes à 10 autosomes submétacentriques

Pas de paire hétéromorphe. ♀ 4.

(fig. 12)

Il y a 10 autosomes submétacentriques dont l'appariement n'offre aucune difficulté, cette formule caractérisant un seul animal de mon échantillon.

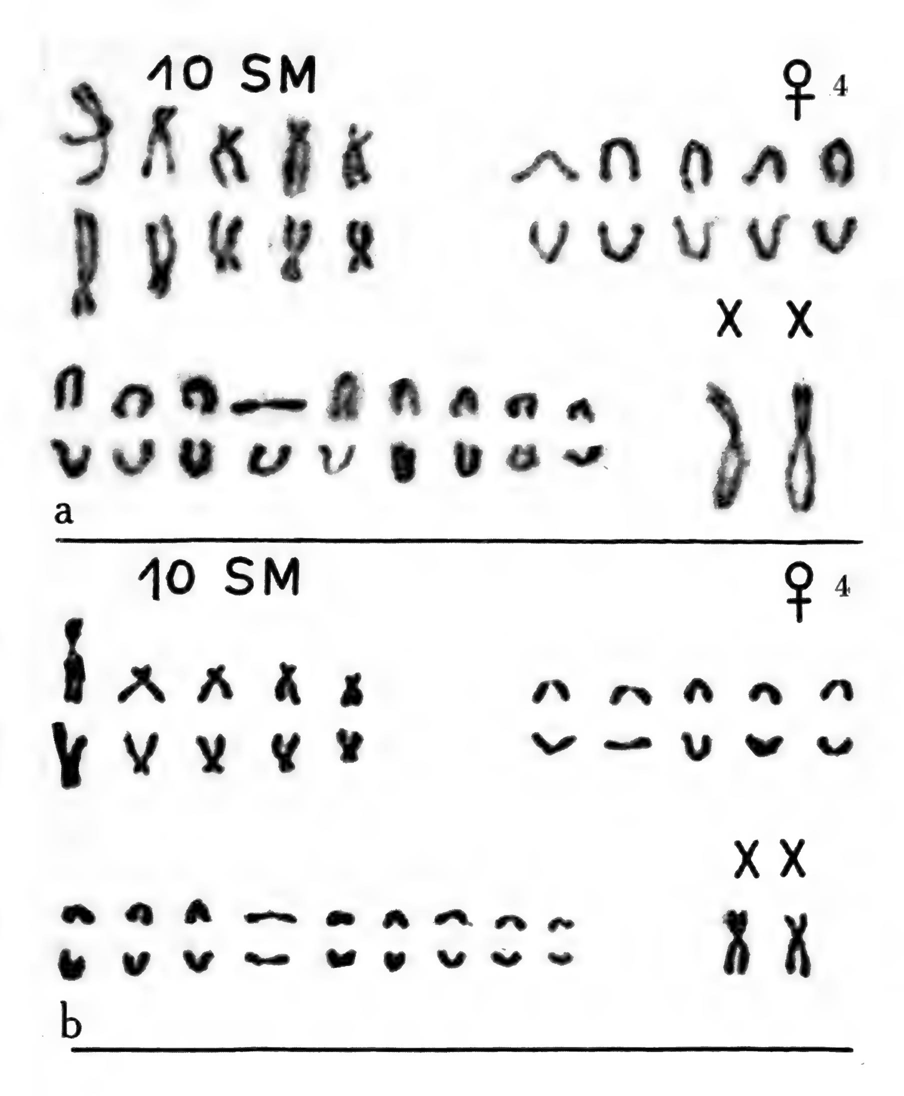


FIG. 12.

a, *b*. *M. dunni* ♀/4 — Caryogrammes de cinèses avec dix SM, pas de paire *p.h.*, les deux **X**. × 1.800.

e) **Caryotypes avec translocation**

Paire hétéromorphe présente. ♂♂ 4 et 7

(fig. 13-15)

Nous avons vu que le ♂/4 entrait dans la catégorie à sept *SM* avec paire hétéromorphe présente. L'analyse des métaphases I de cet animal révèle l'exis-

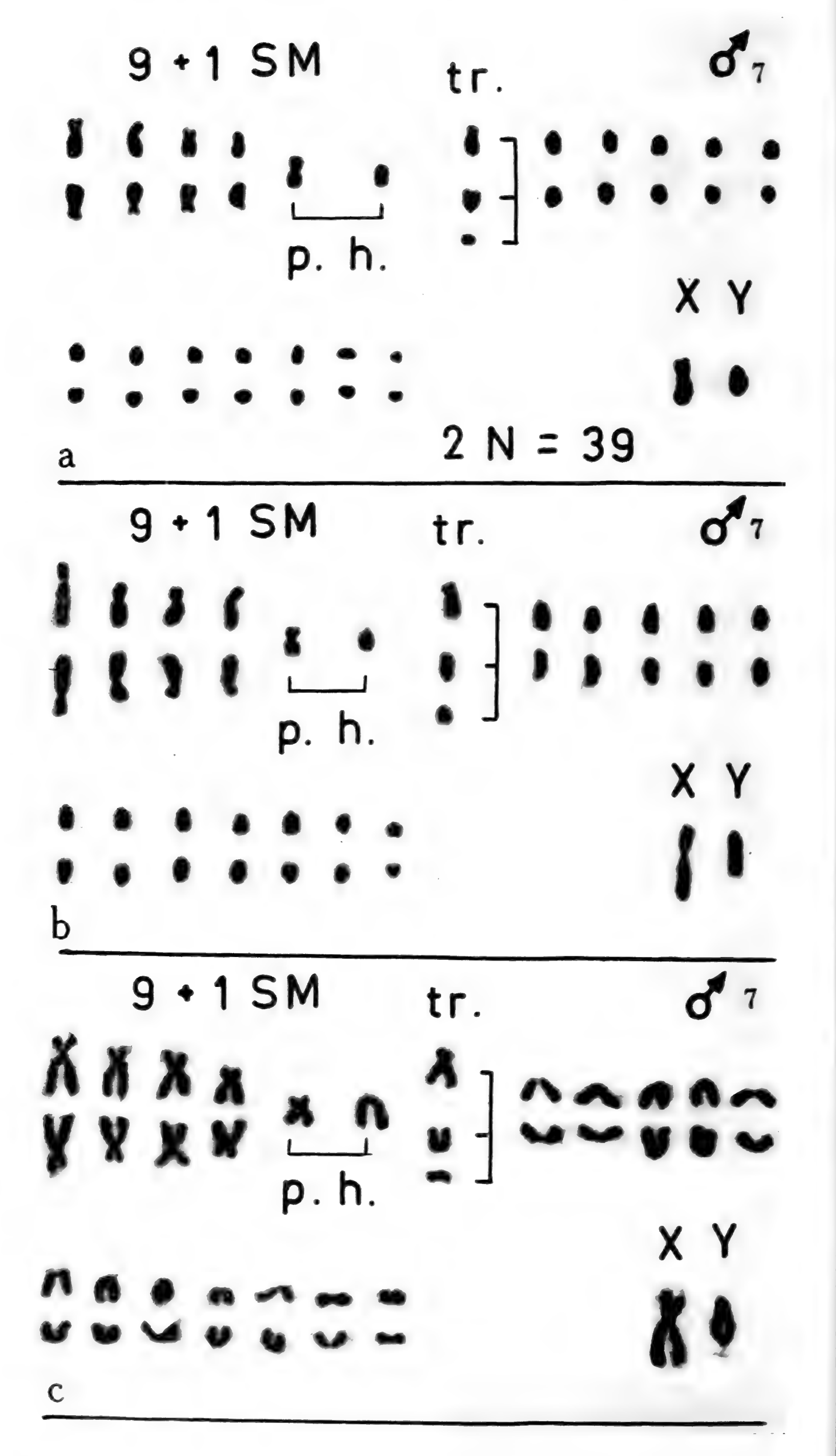


FIG. 13.

a, b, c. M. dunni ♂ 7 — Caryogrammes avec neuf SM, plus un submétacentrique supplémentaire issu d'une fusion centrique (2N = 39), la paire *p.h.*, l'**X** et l'**Y**. × 1.800.

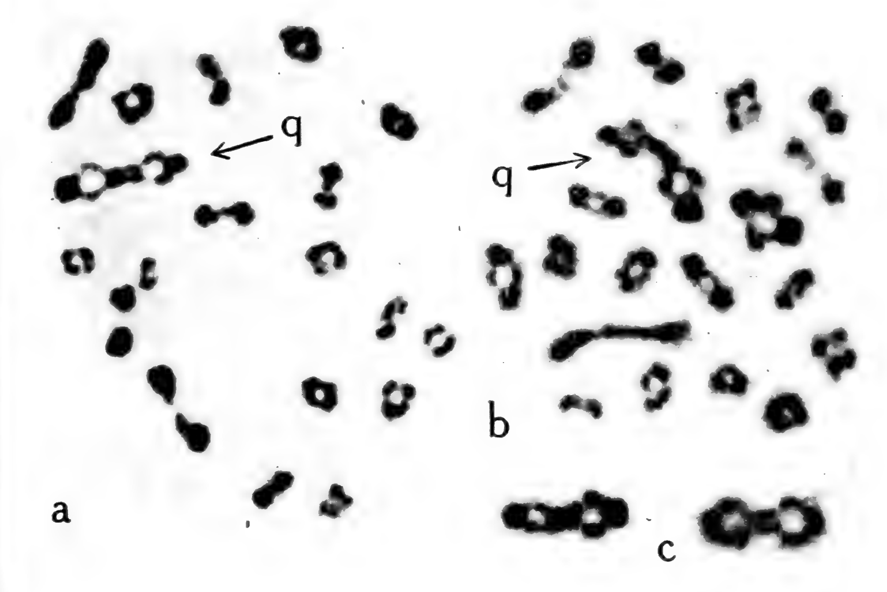


FIG. 14.

M. dunni ♂/4 — *a* et *b*: métaphases I avec 18 bivalents et un quadrivalent (q). *c*: les quadrivalents dans deux autres métaphases I. × 1.800.

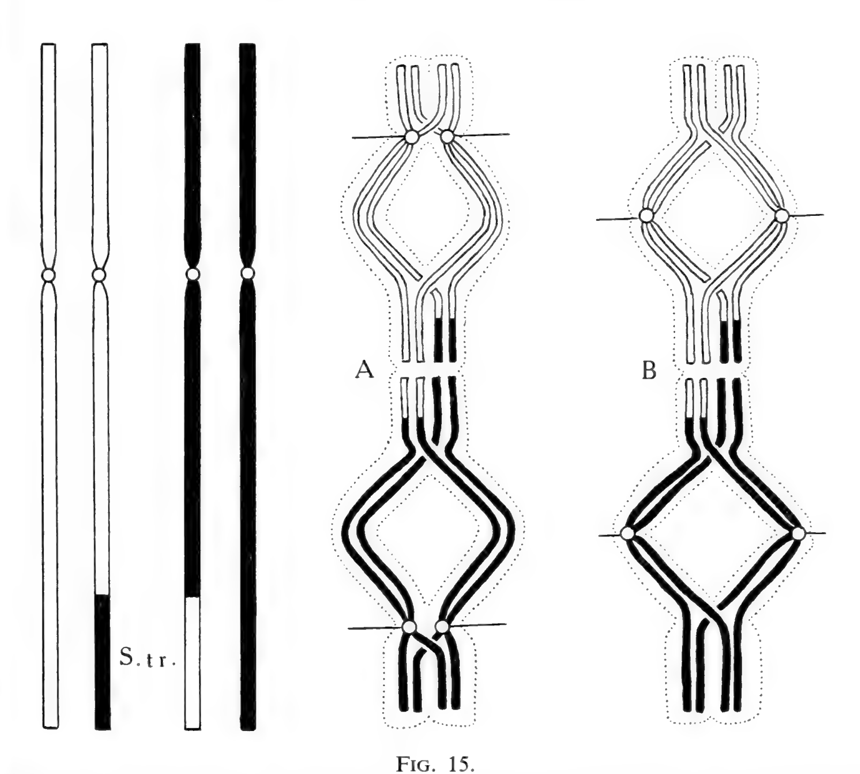


FIG. 15.

M. dunni ♂/4 — Des deux interprétations possibles, celle désignée par A est la plus probable. s. tr. = segment transloqué.

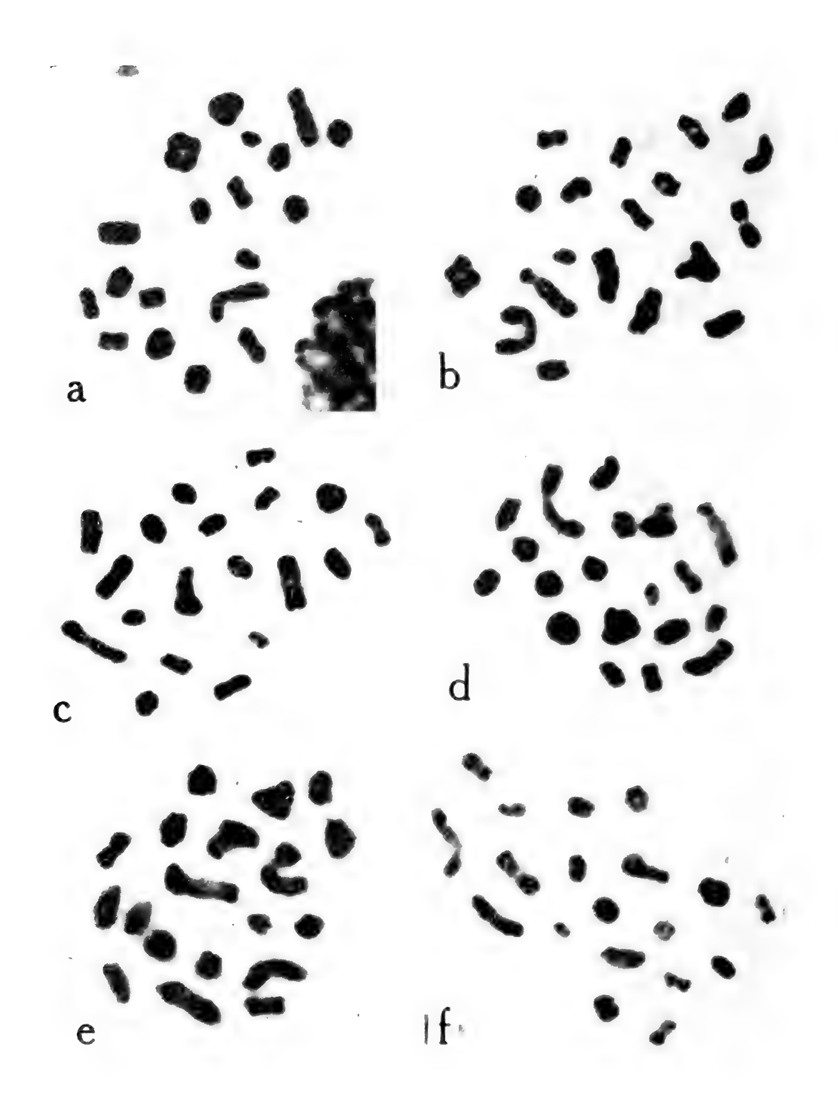


FIG. 16.

a-f. M. dunni ♂/7 — Métaphases I montrant au total 19 constituants, 18 bivalents et un trivalent autosomique. × 1.800.

tence d'un quadrivalent, ce qui implique une translocation réciproque entre deux autosomes submétacentriques non-homologues. Il n'est pas facile de distinguer, dans les M^{I} les portions correspondant aux bras courts de celles qui représentent des chiasmas en voie de liquidation. Deux interprétations sont donc possibles (fig. 15 *A* et *B*). La solution *A* semble valable puisqu'elle respecte le caractère submétacentrique des éléments formant le tétravalent, alors que, selon *B*, nous aurions affaire à des métacentriques. L'étroite approximation des centromères homologues implique l'existence d'un chiasma dans le voisinage immédiat du kinétochore, en amont ou en aval de celui-ci.

Le ♂/7 possède 39 chromosomes et non 40. L'analyse des divisions diploïdes (fig. 13) montre la présence d'une *p. h.* et de (9+1) *SM*. L'un d'entre eux ne peut être que le produit d'une fusion centrique entre deux acrocentriques, l'un grand (bras long), l'autre petit (bras court). A la méiose, il doit donc y avoir formation d'un trivalent et de dix-huit bivalents. Effectivement, le complément chromosomique des métaphases I compte dix-neuf constituants (fig. 16). La condensation très marquée de ceux-ci interdit aussi bien l'identification certaine du trivalent que, *a fortiori*, l'analyse de ce dernier.

B. Les chromosomes de *M. booduga*

(fig. 17)

La ♀/6 et la ♀/7 présentent un caryotype qui, à l'échelle de l'observation microscopique, est identique à celui de la Souris domestique:

Il y a 40 chromosomes acrocentriques (télocentriques ?) formant une série dont la taille décroît progressivement du plus grand (3,8 μ) au plus petit (1,1 μ) comme le montre la fig. 17. En absence de mâle de cette espèce, l'identification des chromosomes sexuels est exclue.

Nous savons cependant que, chez *M. musculus*, le chromosome **X** est, pour de nombreux auteurs, le plus long de tous (MAKINO, 1941 — MATTHEY, 1956 — RUSSELL et CHU. 1961 — OHNO et CATTANACH, 1962 — EVANS and coll., 1965) alors que LEVAN, HSU et STICK (1962) le mettent au troisième rang par ordre de taille. La différence de longueur entre les chromosomes des paires 1 et 3 étant inférieure à 1 μ, on conçoit qu'il est pratiquement sans inconvénient de choisir l'un ou l'autre des six plus longs éléments comme **X**. Et par analogie, j'admets qu'il en est de même pour *M. booduga*. Quant au chromosome **Y** qui, chez *M. musculus*, est le plus petit de tous, ses caractères ne nous seront connus que lorsque nous aurons un individu mâle à notre disposition. Une surprise ne peut être exclue mais il est bien probable que l'**Y** de *booduga* doit être un très petit élément.

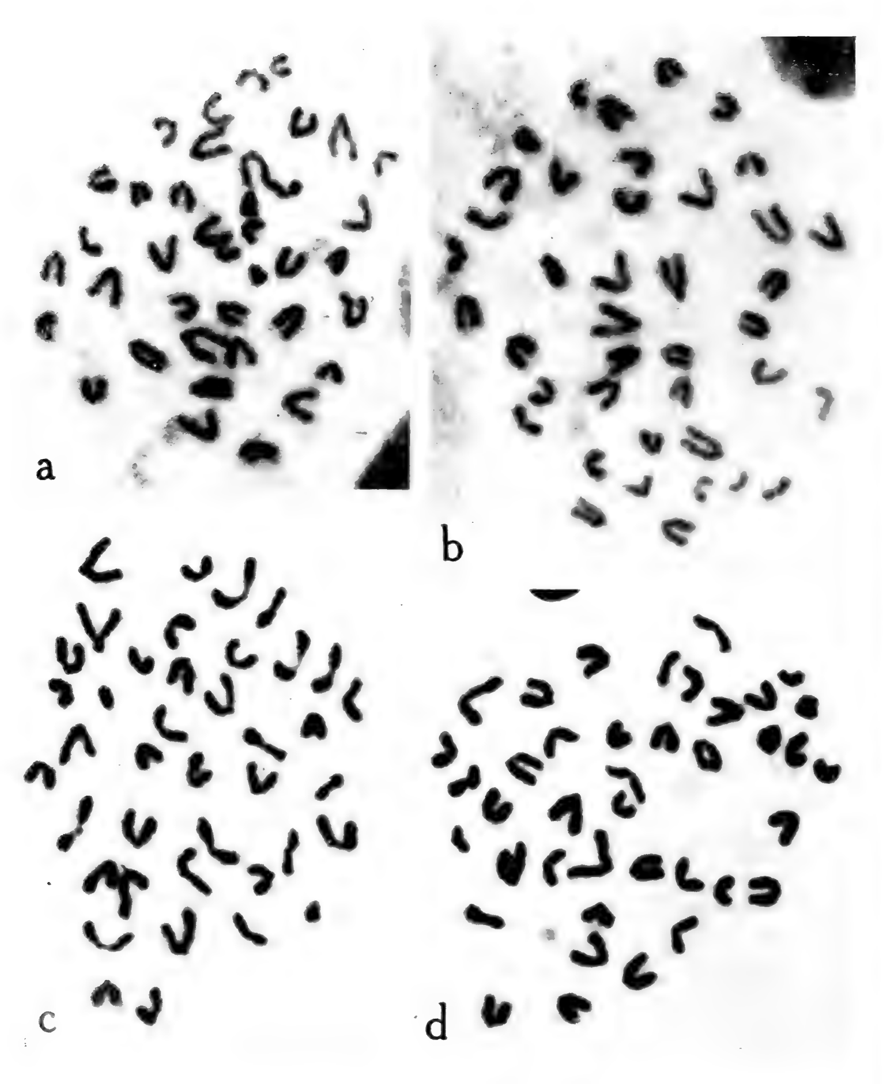


FIG. 17.

M. booduqa a: ♀/7 — Cinèse montrant 39 chromosomes.
b, c, d: ♀/6 — Cinèses spermatogoniales avec 40 chromosomes acrocentriques. × 1.800.

A la description des diverses formules, je joins encore quatre microphotos (fig. 18 et 19) permettant au lecteur, mieux que les caryogrammes, de juger de la qualité technique des préparations.

FIG. 18.

M. dunni a: ♂/1 — Cinèse spermatogoniale. *b*: ♂/4 — *Idem*. × 1.800.

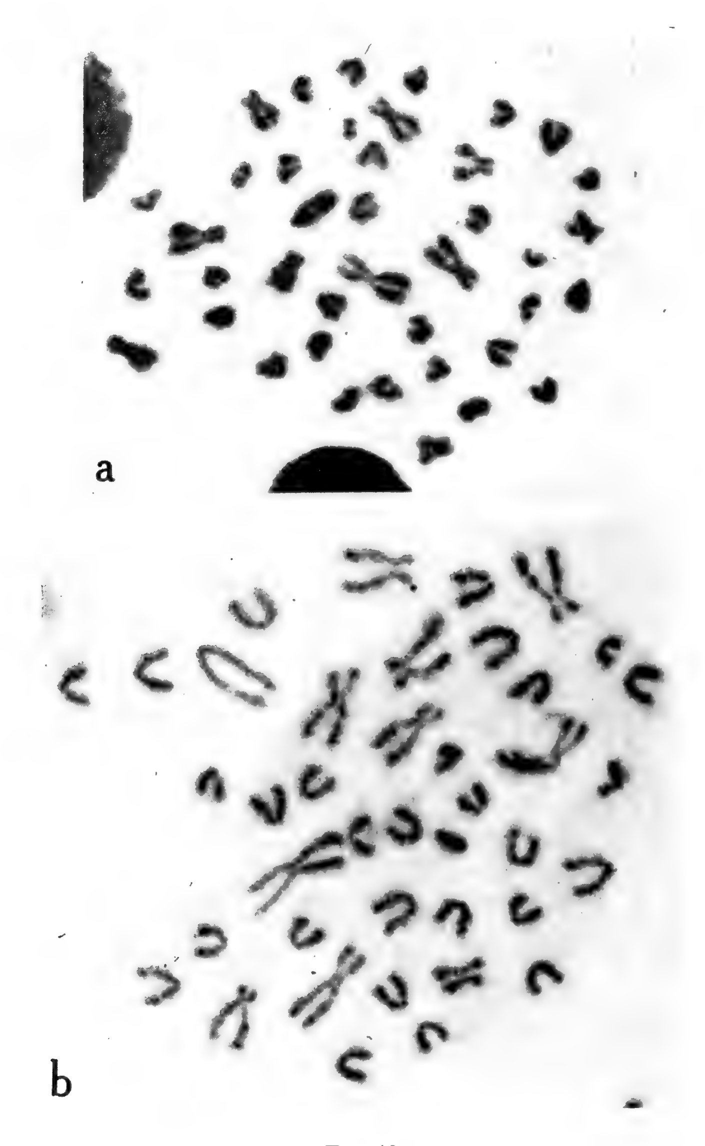


FIG. 19.
M. dunni a: ♂/5 — cinèse spermatogoniale. *b*: ♂/6 — *Idem*. × 1.800.

4. DISCUSSION

A. Le polymorphisme chromosomique de *M. dunni*

Nous connaissons deux types principaux de polymorphisme chromosomique chez les Mammifères: le type robertsonien, fusions/fissions, est de beaucoup le

plus fréquent; dans un même taxon, tel que le genre ou l'espèce, les espèces ou sous-espèces montrent des nombres diploïdes différents alors que le **N.F.** est constant ou ne varie qu'entre des limites étroites (*Sorex*, *Leggada* africaines). Le second type se fonde sur des inversions péricentriques: c'est alors le nombre diploïde qui est constant et le **N.F.** qui varie *(Peromyscus)*.

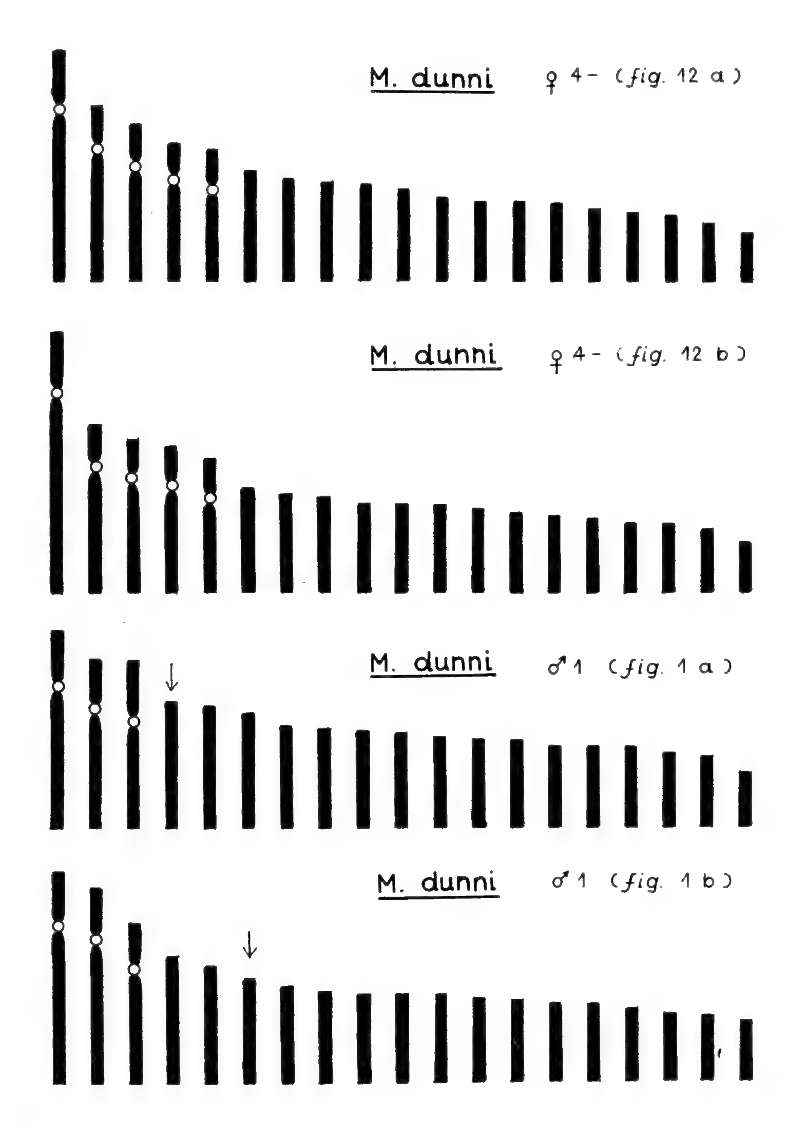


FIG. 20, 21.

Représentation schématique des génomes autosomiques ramenés à la même longueur totale *de M. dunni* et de *M. booduga*. La situation de la paire *p.h.* est indiquée par une flèche.

A quel type rattacher le polymorphisme de *M. dunni* ? La constance du nombre 2N exclut le mécanisme robertsonien. Or, le Tableau I montre qu'aux formules observées répondant aux caryotypes à 7, 8, 9 et 10 *SM*, correspondent soixante-douze combinaisons zygotiques théoriques dont deux seulement ne sont pas représentées dans mon matériel, celles à 6 *SM* dont l'existence est logiquement certaine puisque les sujets à 7 *SM* doivent résulter de croisements (6 × 8).

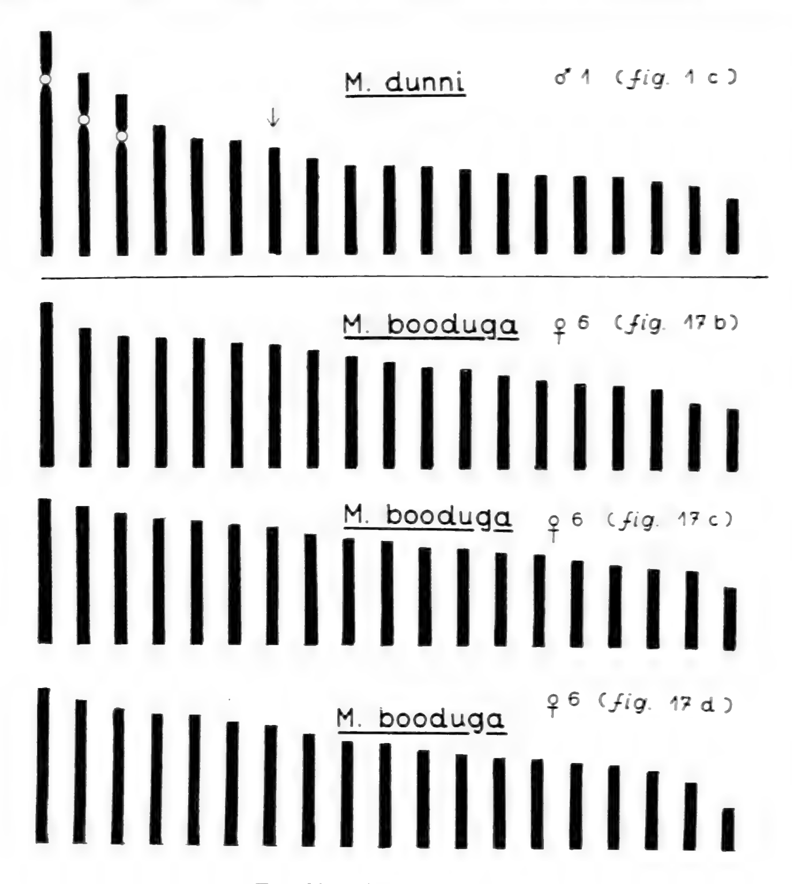


FIG. 21 (voir légende p. 485)

La réduction du nombre de *SM* de 10 à 7 (nous verrons que c'est bien probablement dans ce sens que l'évolution s'effectue) peut alors, *a priori*, résulter de trois mécanismes différents: 1) les bras courts des *SM* seraient hétérochromatiques et génétiquement suffisamment inertes pour que leur délétion ne compromette pas la viabilité des individus. Si tel était le cas, les fig. 20 et 21 montreraient, en passant du type 10 au type 7, une diminution marquée dans la longueur des plus grands éléments, notamment de ceux constituant la première paire, ce

TABLEAU I

		← 7 SM →		← 8 SM →	← 9 SM →		← 10 SM →
	♂ \ ♀	4 SM 15 AC 1 X	3 SM 16 AC 1 X	4 SM 15 A C 1 X	5 SM 14 AC 1 X	4 SM 15 AC 1 X	5 SM 14 AC 1 X
7 SM	4 SM 15 AC 1 X	8 SM 30 AC 2 X	7 SM 31 AC 2 X	8 SM 30 AC 2 X	9 SM 29 AC 2 X	8 SM 30 AC 2 X	9 SM 29 AC 2 X
	3 SM 16 AC 1 X	7 SM 31 AC 2 X	**6 SM 32 AC 2 X**	7 SM 31 AC 2 X	8 SM 30 AC 2 X	7 SM 31 AC 2 X	8 SM 30 AC 2 X
	4 SM 15 AC 1 Y	8 SM 30 AC XY	7 SM 31 AC XY	8 SM 30 AC XY	9 SM 29 AC XY	8 SM 30 AC XY	9 SM 29 AC XY
	3 SM 16 AC 1 Y	7 SM 31 AC XY	**6 SM 32 AC XY**	7 SM 31 AC XY	8 SM 30 AC XY	7 SM 31 AC XY	8 SM 30 AC XY
8 SM	4 SM 15 AC 1 X	8 SM 30 AC 2 X	7 SM 31 AC 2 X	8 SM 30 AC 2 X	9 SM 29 AC 2 X	8 SM 30 AC 2 X	9 SM 29 AC 2 X
	4 SM 15 AC 1 Y	8 SM 30 AC XY	7 SM 31 AC XY	8 SM 30 AC XY	9 SM 29 AC XY	8 SM 30 AC XY	9 SM 29 AC XY
9 SM	5 SM 14 AC 1 X	9 SM 29 AC 2 X	8 SM 30 AC 2 X	9 SM 29 AC 2 X	10 SM 28 AC 2 X	9 SM 29 AC 2 X	10 SM 28 AC 2 X
	4 SM 15 AC 1 X	8 SM 30 AC 2 X	7 SM 31 AC 2 X	8 SM 30 AC 2 X	9 SM 29 AC 2 X	8 SM 30 AC 2 X	9 SM 29 AC 2 X
	5 SM 14 AC 1 Y	9 SM 29 AC XY	8 SM 30 AC XY	9 SM 29 AC XY	10 SM 28 AC XY	9 SM 29 AC XY	10 SM 28 AC XY
	4 SM 15 AC 1 Y	8 SM 30 AC XY	7 SM 31 AC XY	8 SM 30 AC XY	9 SM 29 AC XY	8 SM 30 AC XY	9 SM 29 AC XY
10 SM	5 SM 14 AC X	9 SM 29 AC 2 X	8 SM 30 AC 2 X	9 SM 29 AC 2 X	10 SM 28 AC 2 X	9 SM 29 AC 2 X	10 SM 28 AC 2 X
	5 SM 14 AC 1 Y	9 SM 29 AC XY	8 SM 30 AC XY	9 SM 29 AC XY	10 SM 28 AC XY	9 SM 29 AC XY	10 SM 28 AC XY

qui ne s'observe pas. 2) Les bras courts des *SM* auraient été transloqués sur d'autres autosomes. Dans cette éventualité, les fig. 20 et 21 mettraient en évidence un déclin de taille qui, en passant d'une paire à la suivante, serait très progressif, comme chez *M. booduga* (fig. 21), alors qu'il conserve la même allure dans le type à sept *SM* que dans le type à 10 *SM*. 3) Les bras courts des *SM* ont disparu par inversion péricentrique. Cette hypothèse est la seule admissible. Le passage d'un caryotype 10 *SM* à un caryotype 7 *SM* implique alors une diminution de la longueur totale de la série submétacentrique qui soit exactement compensée par une augmentation de la longueur totale de la série acrocentrique. Le Tableau II montre qu'il en est bien ainsi, le rapport Longueur des *SM*/Longueur des *AC*, égal à 0,74 et 0,75 pour les divisions à 10 *SM*, passe à 0,43; 0,44 et 0,48 pour les mitoses à 7 *SM*. Et ceci nous amène à la comparaison des caryotypes des deux espèces.

TABLEAU II

10 autosomes *(A)* submétacentriques *(SM)*, 28 autosomes acrocentriques *(AC)*
Les longueurs *(L)* sont données en mm pour un grossissement de 4.500

	LA	LSM	LAC	LSM/LAC	LAC/LSM	LSM/LA	L bras courts/LA
Fig. 12 *a*	526,3	225,1	301,2	0,74	1,33	0,42	0,13
Fig. 12 *b*	315	135,6	179,4	0,75	1,32	0,43	0,13
7 autosomes *(A)* submétacentriques *(SM)*, 31 autosomes acrocentriques *(AC)*							
Fig. 1 *a*	422,6	127,1	295,5	0,43	2,33	0,30	0,10
Fig. 1 *b*	434,9	137,1	297,8	0,44	2,10	0,31	0,09
Fig. 1 *c*	397,4	130,6	266,8	0,48	2,04	0,37	0,10

B. Cytologie comparée de *M. dunni* et de *M. booduga*

Même si *M. dunni* n'est pas, comme le suppose ELLERMAN (1961), une sous-espèce de *booduga*, mais une espèce indépendante, ce qui résulte de l'analyse chromosomique et de l'étude taxonomique de Petter, il est hors de doute que ces deux formes sont morphologiquement si semblables que leur étroite parenté ne peut être déniée. Du point de vue cytogénétique, peut-on envisager le passage d'une forme à l'autre et, dans l'affirmative, l'évolution s'est elle faite dans le sens *dunni* → *booduga* ou *booduga* → *dunni ?*

Le premier terme de cette alternative est vraisemblable: la formule chromosomique des *Mus*, comparée à celle des autres genres de *Murinae*, frappe par la tendance à une acrocentrie généralisée aboutissant, dans le groupe *musculus* et chez *M. booduga*, à un *N.F.* égal au nombre diploïde.

a) **Chromosomes sexuels**

Nous avons vu que, chez *M. dunni*, l'**X** est un métacentrique alors qu'il est acrocentrique chez *M. booduga*. OHNO et ses collaborateurs (1964) qualifient d'« originate » un **X** dont la longueur divisée par la somme (*N* autosomes+1 **X**) correspond à un rapport voisin de 5%. Si ce rapport est de 10%, nous avons affaire au type « duplicate » *(Mesocricetus)*; s'il s'élève à 15%, au type « triplicate » *(Microtus oregoni)*.

Chez nos deux Souris indiennes, ce rapport a été établi d'après des projections à un grossissement de 4500 fois, celui des microphotos étant de 1800. L'axe de chaque chromatide est alors dessiné, sous forme d'une ligne, brisée au niveau des courbures. Cet axe étant mesuré, les chromosomes sont appariés selon leur longueur; la moyenne des deux chromatides représente cette longueur et la moyenne des deux chromosomes de chaque paire permet l'établissement du génome autosomique auquel est ajouté la longueur d'un (♂) ou la moyenne des longueurs de deux **X** (♀). Les rapports: (**X**/Na+**X**) calculés ainsi pour cinq cinèses de *M. dunni* sont de 10%, 11%, 11%, 12%, 15%, en moyenne 11,8% (duplicate). Chez *M. booduga*, l'analyse de trois mitoses livre les rapports 7%, 7%, 8%, en moyenne 7,3% (originate). Pour élucider la nature de cette différence, il faudrait recourir à la technique autoradiographique, si bien exploitée par W. SCHMID (1967), ce que le matériel limité à ma disposition ne m'a pas permis de faire. Il est en tout cas certain qu'il ne s'agit pas de la translocation d'un **X** originate sur un autosome, cette translocation impliquant une diminution égale à 2 du nombre diploïde, ce que j'ai effectivement observé chez les « *Leggada* » africaines, en passant du type *PR* au type *TR*. D'autre part, l'**X** de *M. dunni* n'est pas un isochromosome, ses deux bras étant nettement inégaux.

Je serais enclin à supposer qu'un **X** dibrachial est, chez les *Murinae*, plus primitif que l'**X** unibrachial de *M. musculus* et de *M. booduga*. Le cas des « *Leggada* » africaines montre qu'un retour à l'état dibrachial peut se produire secondairement, par translocation ce que trahit alors la diminution du nombre diploïde.

b) **Autosomes**

Pour comparer les caryotypes autosomiques de nos deux *Mus*, j'ai procédé de la manière suivante: la mitose de la fig. 12 *a* (10 *SM*), particulièrement bien fixée, a été analysée dans tous ses détails (cf. Tableau II) et, pour les autres cinèses utilisées (fig. 12*b* à 10 *SM*, fig. 1*a*, *b*, *c* à 7 *SM*) les mensurations obtenues ont été multipliées par le cœfficient permettant d'égaler à la longueur des *N* autosomes de la fig. 12*a* les longueurs des sommes établies pour les autres figures. Ainsi, les caryogrammes schématiques des fig. 20 et 21 présentent des chromosomes qui, disposés bout à bout, formeraient des lignes de longueurs à peu près égales.

Si nous examinons alors les cinq caryogrammes de *M. dunni*, nous constatons que, de la première à la sixième paire, le déclin de taille est rapide. La pente de la courbe s'adoucit alors pour être presque insensible de la septième à la dix-septième paire, la dix-huitième et surtout la dix-neuvième étant formée de chromosomes nettement plus courts.

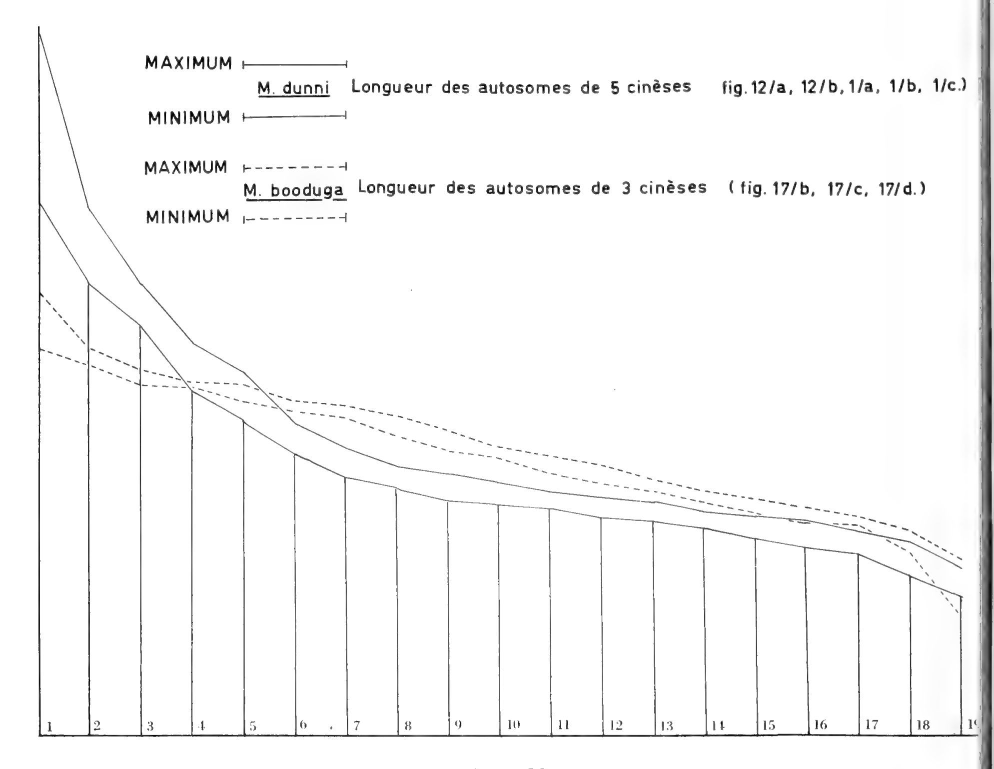


FIG. 22.

Comparaison entre les génomes autosomiques de *M. dunni* et de *M. booduga*, d'après les caryogrammes des fig. 20 et 21.

Chez *M. booduga*, le déclin de taille d'un couple au suivant est graduel et régulier. Si les paires 4 et 5 ont des longueurs comparables à celles qu'elles présentent chez *M. dunni*, les couples 6 à 17 sont constitués de chromosomes plus longs chez *booduga* que chez *dunni*, l'égalité de taille réapparaissant pour les paires 18 et 19. Nous devons conclure de ces observations (fig. 22) qu'une fraction importante des trois premières paires de *M. dunni* a été répartie entre les couples 6 à 17 de *M. booduga*. Ce passage implique toute une série de remaniements compliqués mais dont la cytologie comparée offre de nombreux exemples. Ne citons ici que celui des *Ellobius* où le nombre diploïde est de 54 chez *E. talpinus* (Ivanov, 1967), de 17 chez *E. lutescens* (Matthey, 1954, 1957).

Il faut encore rappeler que les différences observées dans les dimensions des chromosomes sexuels des deux espèces devraient être prises en considération, puisque, ici encore, un échange de segments entre autosomes et hétérochromosomes a dû intervenir qui intéresse environ le 5% du génome.

Signalons enfin que l'analyse cytologique ne fournit aucun argument favorable à l'hypothèse d'une proche parenté des Souris-pygmées africaines et indiennes, ces dernières se rattachant nettement au groupe *musculus*.

5. Taxonomie

(Dr F. Petter, Museum national d'Histoire naturelle, Paris)

J'ai entrepris l'étude morphologique et systématique des quinze Souris capturées dans une même rizière, aux environs de Madras, animaux dont l'analyse cytologique conduisait Matthey à conclure que, dans cet échantillon à première vue homogène, deux espèces distinctes étaient représentées. Mon enquête fut effectuée sans que j'eusse connaissance des résultats de mon collègue mais aboutit exactement à la même conclusion.

Selon les critères systématiques les plus récents, toutes ces Souris sont référables, en première analyse, à *Mus booduga* (Gray, 1837):

Longueur occipito-nasale (ON) inférieure à 20 mm;
Longueur du foramen palatin supérieure au $^1/_5$ de ON;
Longueur du diastème supérieure au $^1/_4$ de ON;
Longueur de la rangée supérieure de molaires = 3,1 à 3,4 mm;
Longueur de la queue égale ou à peine inférieure à la longueur du corps.

Deux individus cependant, ♀/6 et ♀/7 se distinguent nettement de tous les autres par la «pattern» de la première molaire supérieure (M^1), les proportions du pied, le pelage ventral et la pigmentation des oreilles. La confrontation de cette analyse avec les résultats du cytologiste montre une concordance étroite. Nous devons donc admettre l'existence, dans un même biotope (rizière des environs de Madras), de deux espèces sympatriques confondues sous le nom de *Mus booduga*. Il devenait donc nécessaire de rechercher laquelle de ces deux espèces est en fait référable à *M. booduga* Gray, et quel nom il convient de donner à la seconde. L'étude de ce problème a été faite au British Museum où se trouvent conservés le type de *M. booduga* ainsi qu'une importante collection de *Mus* de l'Inde.

Je remercie vivement le Dr. Corbet et ses collaborateurs, Mr. J. E. Hill tout spécialement, de l'aide qu'ils m'ont apportée à cette occasion.

Les quinze Souris originaires des environs de Madras ne montrent pas de différences notables en ce qui concerne les diverses mensurations et le pelage dorsal. L'étude du crâne ne fournit pas non plus de caractères distinctifs. Par

contre, les ♀/6 et ♀/7 se distinguent de tous les autres sujets dont le pelage ventral est d'un blanc grisâtre et les oreilles d'un gris fauve clair, par la coloration blanc crème de la face inférieure et par des oreilles pigmentées de gris noirâtre.

Les pieds de ♀/6 et ♀/7 sont plus étroits et dans l'ensemble plus petits que ceux des autres individus, mais ce caractère, particulièrement net sur les cadavres frais, est plus difficile à apprécier sur les spécimens naturalisés.

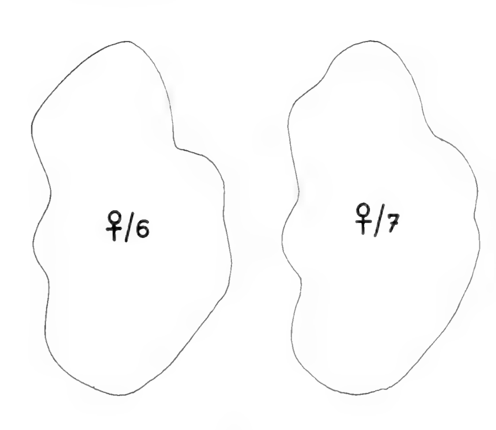


Fig. 23.
Mus booduga, ♀/6 et ♀/7. Contour de M^1.

La première molaire supérieure des ♀/6 et ♀/7 montre un contour caractéristique avec un prélobe court et massif, différent de celui des autres individus où ce prélobe est plus ou moins allongé, en forme de coin, vers l'avant. Dans le détail, les cuspides qui constituent le prélobe de ces deux femelles sont beaucoup mieux individualisées, étant séparées jusqu'à leur base par des dépressions profondes. Le tubercule 1 (t/1), nettement séparé de t/2, est particulièrement redressé, ce quidonne une apparence plus anguleuse au contour de la dent. D'autre part, t/3 relativement bombé à sa base, élargit le contour du prélobe de façon caractéristique; on distingue une petite crête disposée transversalement au bord de ce prélobe (fig. 23 et 25 *B*).

L'examen de tous les spécimens référables à *M. booduga* (dans son acception ancienne) qui sont conservés dans les collections du British Museum ne permet de tenir compte que des caractères relevés sur la M^1 et de l'apparence des pieds. En effet, la face ventrale est souvent colorée par la graisse et, sur ces vieux spécimens, la différence dans la pigmentation des oreilles n'est plus sensible.

Dans ces conditions, un très petit nombre d'individus (une dizaine sur un total de 200 environ) paraissent appartenir à la même espèce que les ♀/6 et ♀/7. Certains de ces spécimens ont un prélobe plus réduit dans sa partie antérieure et tendent à rappeler la disposition habituelle chez *M. musculus*; ils ont cependant les plus courtes rangées molaires (3 mm). Toutes les autres Souris naines du British Museum reproduisent la gamme de variations individuelles que l'on rencontre chez la seconde espèce de Madras (fig. 24). Il est important de constater que les deux types dentaires paraissent également répartis depuis la base de l'Himalaya jusqu'à Ceylan et de Bombay à Calcutta.

* * *

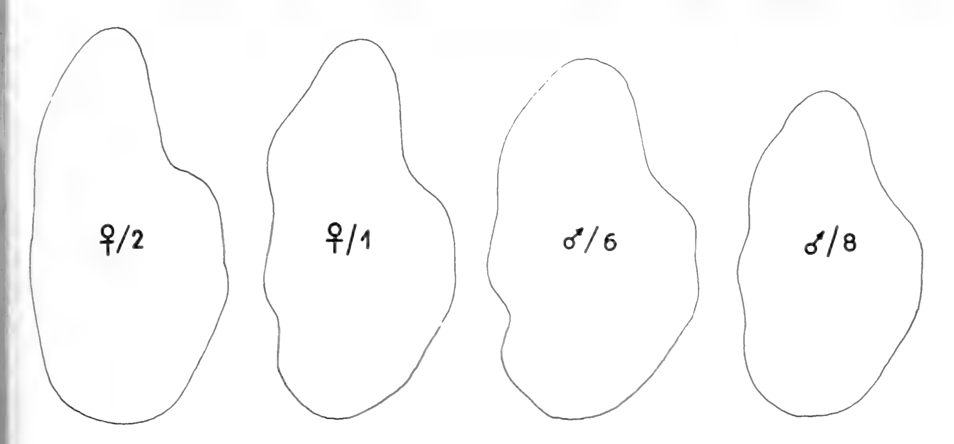


FIG. 24.

Mus dunni. ♀/2, ♀/1, ♂/6, ♂/8. Contour de M^1.

Dans la liste des formes mises en synonymie avec *M. booduga* (Gray, 1837), ELLERMAN et MORRISON-SCOTT (1951) citent:

Leggada booduga Gray, 1837, Southern Mahratta country, India
Mus lepidus Elliot, 1839, Southern Mahratta country
Mus terricolor Blyth, 1851, Southern India
Mus albidiventris Blyth, 1853, near Calcutta
Mus beavanii Peters, 1866, Manbhoum, India
Leggada dunni Wroughton, 1912, Ambala, Punjab.

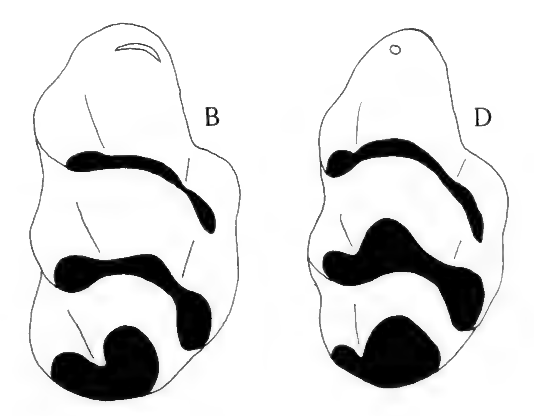


FIG. 25.

M^1 droite des types de *M. booduga* (M^1 gauche retournée) et de *M. dunni.*
Schémas exécutés à la chambre claire, à la même échelle.
Remarquer l'importance relative de la file de tubercules externes chez *M. booduga.*

Parmi celles-ci les spécimens types de *Leggada booduga* Gray et de *Leggada dunni* Wroughton paraissent les seuls connus et ils sont déposés dans les collections du British Museum.

Mus booduga Gray 1837

La description de cette espèce a été l'occasion pour Gray de créer le genre *Leggada* (d'après un nom vernaculaire de la Souris en Inde) dont il donne d'abord la définition pour le distinguer de *Mus :* le caractère différenciel du genre est la présence d'une cuspide accessoire à la base du prélobe de M^1 («... an additional lunate lobe at the base of its front edge.»). Ce caractère étant très inconstant, le genre *Leggada* ne mérite pas d'être retenu. Gray décrit ensuite l'espèce type du genre, *Leggada booduga,* en précisant: « Inhabits India, Bombay, Brit. Museum ». Mais il ne dépose pas alors de spécimen-type.

En 1839, Elliot décrit *Mus lepidus.* Lui non plus ne désigne pas de spécimen-type et il est probable qu'il ignorait que Gray eut donné la description de *M. booduga.* D'ailleurs, il résulte de la description qu'il donne de son *Mus lepidus* que cette Souris n'a rien de commun avec *booduga.* Plus vraisemblablement, elle correspond à une espèce plus grande à pelage partiellement épineux que l'on identifie maintenant à *M. cervicolor* Hodgson 1845 (« spines are small, fine, transparent... the head is very long... and the muzzle pointed... »). Quoi qu'il en soit, Elliot a rapporté de la région de Madras (« Southern Mahratta country ») cinq spécimens naturalisés de Souris naines, et c'est Gray lui-même qui choisit en 1843 (List of the specimens of Mammalia in the Collection of the British Museum, p. 114) l'un de ceux-ci, n° 37/a, comme « type » spécifique de son *Leggada booduga.* Il précise alors: « The Buduga. *Leggada booduga* Gray, Mag. Nat. Hist. X836. *Mus lepidus* W. Elliot, Madras Journ. IV. 208. « 37/a ». Madras. Presented by Walter Elliot Esq.» Ainsi, Gray a décrit *Leggada booduga* de la région de Bombay puis a choisi comme type une Souris naine provenant de Madras. Et il consacre l'erreur que représente la mise en synonymie de *lepidus* et de *booduga.*

Le spécimen type 37/a, en très mauvais état, permet seulement d'apprécier la petitesse de ses pieds. Le crâne étant restée dans la peau, j'ai obtenu du Dr Corbet la permission de faire ouvrir partiellement la tête et de dégager la mandibule. J'ai pu alors examiner et dessiner la M^1 gauche. La comparaison de cette dent avec M^1 de ♀/6 et de ♀/7 permet de rapporter ces deux Souris au type de *booduga.* Par contre, les deux autres spécimens d'Elliot, également originaire de Madras, sont référables à l'espèce sympatrique de *M. booduga,* soit *M. dunni* (fig. 25 *D*).

Mus dunni (Whroughton, 1912)

L'étude de la M^1 du type de *M. dunni* (fig. 24) permet de constater que cette forme doit être exclue de la synonymie de *M. booduga.* La morphologie de cette

molaire correspond à celle de la majorité des exemplaires du British Museum et à celle des sujets reçus de Madras, les ♀/6 et ♀/7 exceptées. Bien que *M. dunni* ait été décrite du Punjab, ce nom peut être, provisoirement tout au moins, attribué à ces sujets.

Assez curieusement, Wroughton qui ne pouvait pas connaître le crâne du type de *booduga*, puisque celui-ci n'avait pas été extrait de la peau, a décrit *dunni* en le comparant à *booduga :* « Skull short and broad, as compared with that of *booduga...* ». Par ailleurs, il n'a pas tenu compte du fait que le spécimen type de *booduga* provenait, non pas de Bombay, comme l'a indiqué Gray dans sa description de 1837, mais de Madras: ne considère-t-il pas un exemplaire de Dharwar (Bombay) comme un « topotype » de *booduga* ?

Conclusion — Un échantillon de 15 Souris provenant d'une même population (rizière aux environs de Madras) est formé de représentants de deux espèces sympatriques, très voisines par leur morphologie mais différant cependant d'une manière suffisamment nette pour qu'il soit possible de les rapporter à *M. booduga* (deux spécimens) et à *M. dunni* (treize exemplaires). Ce résultat est en accord parfait avec les observations de Matthey selon lesquelles les formules chromosomiques de ces deux espèces sont si différentes qu'une interfécondité peut être exclue.

Résumé

L'examen de quinze « souris-pygmées » provenant d'une rizière des environs de Madras (Inde) a été entrepris, d'une manière indépendante, par un taxonomiste, selon les méthodes de la Zoologie systématique (F. Petter), et par un cytologiste (R. Matthey). Les résultats sont absolument concordants: l'échantillon renferme des exemplaires de deux espèces très voisines au point de vue morphologique, certains caractères dentaires et de pigmentation permettant cependant de les distinguer, nettement distinctes par leurs formules chromosomiques. 13 individus doivent être, après examen des types conservés au British Museum, déterminés comme *Mus dunni* Wroughton et 2 comme *Mus booduga* Gray.

M. booduga a une formule chromosomique identique à celle de *M. musculus :* 2N = 40, **N.F.** = 40. Tous les chromosomes, y compris les chromosomes sexuels sont donc acrocentriques.

M. dunni : 2N = 40. Le **N.F.** varie d'un individu à l'autre, les valeurs 49, 50, 51 et 52 ayant été observées. Ce polymorphisme est dû à la présence de 7, 8, 9 ou 10 submétacentriques. La constance du nombre 2N permet d'attribuer à des inversions péricentriques les diverses valeurs du **N.F.** Les individus à 7 et 9 *SM* sont caractérisés par l'existence d'une paire hétéromorphe groupant un submétacentrique et un acrocentrique. Ces individus démontrent l'interfécondité des diverses formes car ils ne peuvent résulter que du croisement entre sujets à

nombre pair de *SM* (6 — non observés — ×8 et 8×10). Un mâle présente une fusion centrique abaissant le nombre 2N à 39. Chez un autre mâle, il y a un tétravalent à la métaphase I, ce qui s'explique par une translocation entre deux *SM* non-homologues. Le chromosome **X** de *M. dunni* est un grand métacentrique à bras subégaux.

L'analyse comparée des génomes de *M. booduga* et de *M. dunni* montre qu'une fraction importante des trois paires les plus grandes de *M. dunni* a été répartie, à la suite de ruptures et de translocations répétées, entre les autosomes des paires 6 à 17 de *M. booduga.*

Il n'existe aucune indication de parenté étroite entre ces Souris indiennes et les Souris africaines des groupes *minutoides*, *tenellus* et *bufo-triton*.

Summary

The analysis of 15 pigmy-mice from a rice-field in the neighbourhood of Madras (India) was performed independantly by a taxonomist using the methods of the classical Systematics (F. Petter) and by a cytologist (R. Matthey). Their results are in full agreement: the sample includes specimens of two species which appear as very akin but can be distinguished through some characters of the teeth and of the pigmentation, more easily through their chromosome-complements. After comparizon with the types which are kept in the British Museum 13 specimens belong to the species *Mus dunni* Wroughton and two to the species *Mus booduga* Gray.

M. booduga has the same complement as *M. musculus:* 2N = 40, **N.F.** = 40. Autosomes and sex-chromosomes are also acrocentric.

M. dunni: 2N = 40. The **N.F.** varies from specimen to specimen: 49, 50, 51 and 52 have been registered. This polymorphism is due to the presence of 7, 8, 9 or 10 submetacentric chromosomes *(SM)*. These numerical variations in striking contrast with the constancy of the diploid number can be explained as resulting from pericentric inversions. The specimens with an odd number of *SM* (7 or 9) show an heteromorphic pair associating a *SM* and an acrocentric chromosome. These specimens must arise from crosses between the bearers of different complements (6 — not observed — ×8 and 8×10).

In one male a centric fusion reduces to 39 the diploid number.

In another male, we find a tetravalent at the first metaphase which oviously must result from a translocation between two no-homologous *SM*. The big X-chromosome is metacentric with almost equal arms.

The comparative cytology of both species shows that an important fraction of the three longest pairs of *M. dunni* is distributed through many ruptures and translocations between the pairs 6-17 of *M. booduga*.

There is no indication of a close kinship between these Indian pigmy-mice and the African species of the groups *minutoides*, *tenellus* and *bufo-triton*.

ZUSAMMENFASSUNG

Fünfzehn Zwergmäuse, die von einem Reisfeld der Umgebung Madras (Indien) stammen, wurden von einem Taxonom nach den klassischen Methoden der systematischen Zoologie (F. Petter), und von einem Zytologen (R. Matthey) untersucht. Die Resultate stimmen vollkommen überein: die Serie enthält vertreter von zwei getrennten Arten die, obwohl sehr ähnlich, morphologisch durch gewisse Merkmale der Pigmentation und des Backenzahnmusters sich unterscheiden. Zytologisch ist die Trennung beider Arten leicht durchzuführen. Nach Vergleich mit den Typen, die in den Sammlungen des Britischen Museums aufbewahrt sind, gehören 13 Exemplare der Art *M. dunni* Wroughton und 2 der Art *M. booduga* Gray an.

M. booduga ist zytologisch *M. musculus* sehr ähnlich: 2N = 40, **N.F.** = 40. Autosomen und Sexchromosomen sind also akrozentrisch.

M. dunni: 2N = 40. Die Zahl der grösseren Arme (sog. **N.F.**) ist bei den verschiedenen Individuen verschieden. Die Zahlen 49, 50, 51 und 52 sind festgestellt worden. Da die diploide Zahl konstant bleibt, müssen diese Unterschiede durch perizentrische Inversionen entstanden sein. Die mit 7 oder 9 submetazentrischen Chromosomen *(SM)* versehenen Individuen müssen von Kreuzungen zwischen Mäusen mit geraden Zahlen von *SM* stammen (6 — nicht beobachtet — ×8 und 8×10).

Ein Männchen hat eine diploide Zahl von 39 anstatt 40, die durch eine zentrische Fusion zu erklären ist. Die Metaphasen der ersten Reifungsteilung eines anderen Männchens zeigen deutlich ein Tetravalent. Hier haben wir es mit einer Translokation zwischen zwei nicht homologen *SM* zu tun. Das **X**-Chromosom ist gross und fast vollkommen metazentrisch.

Die vergleichende Analyse zeigt, dass ein wichtiger Bruchteil der drei grössten Paare von *M. dunni*, durch Brüche und Translokationen, unter die Paare 6-17 von *M. booduga* verteilt wurde. Es gibt kein Anzeichen zugunsten einer nahen Verwandtschaft zwischen diesen asiatischen Arten und den afrikanischen Mäusen der Gruppen *minutoides, tenellus* und *bufo-triton*.

AUTEURS CITÉS

ELLERMAN, J. R., 1940-41. *The families and genera of living rodents.* Trust. Brit. Mus. London.

— 1961. *The fauna of India. Mammalia, Rodentia.* Manager of publications Dehli.

EVANS, H. J., C. E. FORD, M. F. LYON and J. GRAY, 1965. *DNA replicatio n and genetic expression in female mice with morphologically distinguishab le X chromosomes.* Nat. 206: 900-903.

IVANOV, V. G., 1967. *Chromosome set of Ellobius talpinus* Pall. Cytologia (en russe), Acad. Sc. URSS. 9, 879-874.

LEVAN, A., T. C. HSU and H. F. STICH, 1962. *The idiogram of the mouse.* Hereditas, 48: 677-687.

MAKINO, S., 1941. *Studies on murine chromosomes. I. Cytological investigations of mice, included in the Genus Mus.* Journ. Fac. Sc. Hokkaido Imp. Univ. 7: 305-380.

MATTHEY, R., 1953. *La formule chromosomique et le problème de la détermination du sxe chez Ellobius lutescens Thomas.* Arch. J. Klaus Stift. 28: 65-73.

— 1954. *Nouveaux documents sur les chromosomes des Muridae. Problèmes de cytologie comparée et de taxonomie chez les Microtinae.* R. Suisse Zool. 62: 163-206.

— 1957. *Cytologie comparée, systématique et phylogénie des Microtinae (Rodentia-Muridae).* Ibid. 64: 39-71.

— 1966. *Le polymorphisme chromosomique des Mus africains du sous-genre Leggada. Révision générale portant sur l'analyse de 213 individus.* Ibid. 73: 585-607.

OHNO, S. and B. M. CATTANACH, 1962. *Cytological study of an X-autosome translocation in Mus musculus.* Cytogenet. 1: 129-140.

OHNO, S., W. BEÇAK and M. L. BEÇAK, 1964. *X-autosome ratio and the behavior pattern of individual X-chromosomes in placental mammals.* Chromosoma. 15: 14-30.

RUSSELL, L. B. and E. H. Y. CHU, 1961. *An XXY male in the mouse.* Proc. Nat. Acad. Sc. 47: 571-575.

SCHMID, W., 1967. *Heterochromatin in mammals.* Arch. J. Klaus Stift. 42: 1-60.

N° 17. **Carl Bader.** — Vorläufige Resultate einer neuen jahreszeitlichen Untersuchung an Bachhydracarinen (Acari-Trombidiformes).

Naturhistorisches Museum Basel.

Vor einiger Zeit berichtete ich über die Ergebnisse einer ersten jahreszeitlichen Untersuchung an Bachhydracarinen (BADER 1955 und 1963). Im Kientaler Weidenbach (Berner Oberland), auf einer Meereshöhe von 920 m, fand sich im konstant überfluteten Bachmoos ein so grosses Milbenmaterial, dass bei *Sperchon glandulosus* (Koenike, 1886) erstmals gezeigt werden konnte, dass das Verhältnis Männchen-Weibchen im Laufe eines Jahres erheblichen Schwankungen (beim

Männchen zwischen 22 und 60%) unterworfen ist. Die übrigen, im Weidenbach gefundenen 22 Arten liessen über ihr Auftreten im Laufe eines Jahres keine exakten Schlüsse zu, weil sie weniger häufig oder sogar nur vereinzelt nachgewiesen werden konnten. Weitere Untersuchungen drängten sich auf ! Zunächst wurde in einem Jurabach bei Bärschwil *Sperchon denticulatus* (Koenike, 1895) näher erforscht. Das jahreszeitliche Verhalten dieser Spezies war anders als bei der ersten, oben erwähnten Art (Bader 1965). Während die Weibchen von *Sperchon denticulatus* aus dem ca. 400 m hoch gelegenen Jurabach eine durchschnittliche Lebensdauer von 10 Monaten erkennen lassen, sind sie bei *Sperchon glandulosus* im Gebirgsbach auf einer Höhe von 900 m langlebiger, sie werden durchschnittlich 20 Monate alt, eine Beobachtung, die an sich nicht überraschen dürfte.

In den letzten 4 Jahren wurde im Flühbach, am Fusse des Stockhorns in der Gemeinde Reutigen, diesmal auf einer Höhe von 600 m eine ergänzende Untersuchung durchgeführt. Im artenmässig zwar weniger zahlreichen Milbenmaterial fanden sich in jedem Monat 3 Arten in so grosser Zahl, dass eine statistische Auswertung neue Erkenntnisse ergeben musste. Erfreulicherweise war wiederum *Sperchon glandulosus* mengenmässig so stark vertreten, dass die Resultate mit denen des etwa 300 m höher gelegenen Weidenbaches verglichen werden konnten. Und sie stimmten nahezu miteinander überein !

Zuerst lässt sich im Flühbach bei *Sperchon glandulosus* feststellen, dass die ovigenen Weibchen nur in den Monaten April-Mai stark auffallen, sie fehlen in den Wintermonaten vollständig. Die Eiablage erfolgt demnach im späten Frühling. Gleich anschliessend können die sechsbeinigen Milbenlarven beobachtet werden. Sie verlassen das Wasser und durchlaufen ihre weitere Entwicklung in z. T. parasitischem Zustand an den adulten Tieren von Plecopteren. Später verwandeln sie sich zu den achtbeinigen Nymphen. Diese treten im vorliegenden neuen Material erstmals im Juli auf. Sie haben eine durchschnittliche Grösse von 370 μ, die im Laufe der nächsten Monate stetig zunimmt, um im folgenden Sommer das Maximum von 620 μ zu erreichen (Abb. 1 *a*). Darauf verwandeln sich die Nymphen nach Durchlaufen zweier Ruhestadien zu den Geschlechtstieren. Es ist nun auffallend, dass immer zuerst die Männchen in Erscheinung treten. Verfolgt man diese im prozentualen Vergleich mit den Weibchen, so ergibt sich eine Kurve, die sich mit derjenigen des Weidenbaches nahezu deckt (Abb. 1 *b*). Die Deutung dieses Kurvenverlaufes ist schon bei der Weidenbach-Publikation (Bader 1963) vorgenommen worden. Gegen Ende des Jahres sind Männchen und Weibchen gleichmässig verteilt (je 50%). Bei beiden Geschlechtern sind jedoch je zur Hälfte entweder halbjährige oder eineinhalbjährige Tiere zu erkennen. Zu Beginn des Jahres sterben die alten (1½-jährigen) Männchen ab, die Männchenkurve senkt sich auf ca. 20%. Zwei bis drei Monate später (im April) sterben auch die alten Weibchen ab, die Kurve muss sich darum erhöhen, sie erreicht im Juni mit 50%

den Gleichstand. In diesem Zeitpunkt gibt es nur noch die Tiere einer einzigen Generation, die halbjährigen Tiere vom Jahresbeginn sind inzwischen ganzjährig geworden. Vom Juni an (im Weidenbach schon ab Mai) erscheinen vereinzelt die ersten juvenilen Tiere, es sind wie schon erwähnt, ausschliesslich Männchen. Darum muss sich die Männchenkurve erhöhen, sie zeigt im August mit ca. 60%

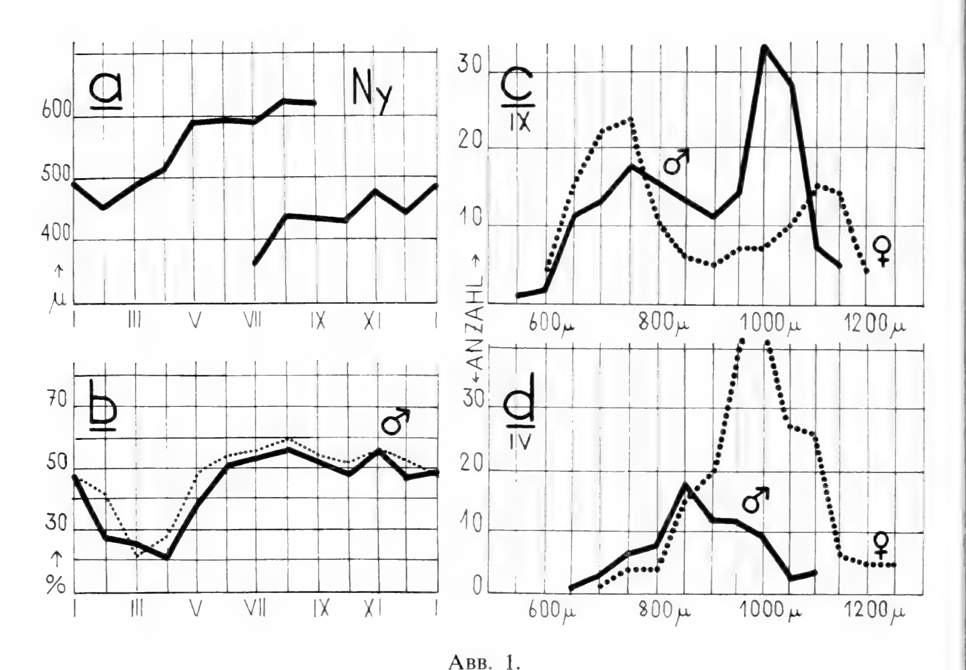


ABB. 1.

Sperchon glandulosus.

a = Durchschnittsgrösse der Nymphen im Laufe des Jahres.
b = Prozentuales Auftreten der Männchen im Laufe des Jahres.
c—d = Verteilungskurven der beiden Geschlechter, c im September, d im April.

ihren Höhepunkt. Sie senkt sich wieder, weil jetzt mit 2-3-monatiger Verspätung die juvenilen Weibchen auftreten. Gegen Ende des Jahres ist der Nachschub der neuen Generation abgeschlossen, mit 50% kommt es zum Gleichstand der Geschlechter.

Die hier vorgenommene Deutung des Kurvenbildes ist nur möglich, wenn die Verteilungskurven der beiden Geschlechter im Laufe der 12 Monate verglichen werden. In diesen Kurven werden Grösse und Anzahl der Milben ausgewertet. Von den 12 ermittelten Kurvenbildern sind hier nur diejenigen der Monate April und September (Abb. 1 *c/d*) dargestellt worden. Im April liegt die Spitze der Männchenkurve bei 850 μ, die der Weibchen bei 1000 μ. Die Anzahl der Männchen ist bedeutend kleiner als die der Weibchen: im April sind eben nur

noch die Männchen der jungen Generation vorhanden, die alten sind abgestorben. In der stärkeren Weibchenkurve sind hingegen die Tiere beider Generationen eingeschlossen. Das (hier nicht abgebildete) Junibild zeigt dann zwei gleichstarke Kurven. Im September haben die Verteilungskurven je zwei deutliche Maxima. Bei den Männchen liegt die Spitze der juvenilen Tiere bei 750 μ, die der adulten bei 1000 μ. Gegen Ende des Jahres nähern sich die Spitzen der Juvenilen denjenigen der Adulten, die junge Generation hat die Körpergrösse der alten erreicht, so dass auf Jahresende gleichmässig gebaute Verteilungskurven vorliegen.

Ganz anders verhält sich die zweite, aus dem Flühbach stammende Art *Hygrobates fluviatilis* (Ström, 1768). Diese Milben konnten jeweilen in Massenfängen bis zu 330 Stück pro Monat erbeutet werden, die statistische Auswertung musste daher klare Ergebnisse bringen.

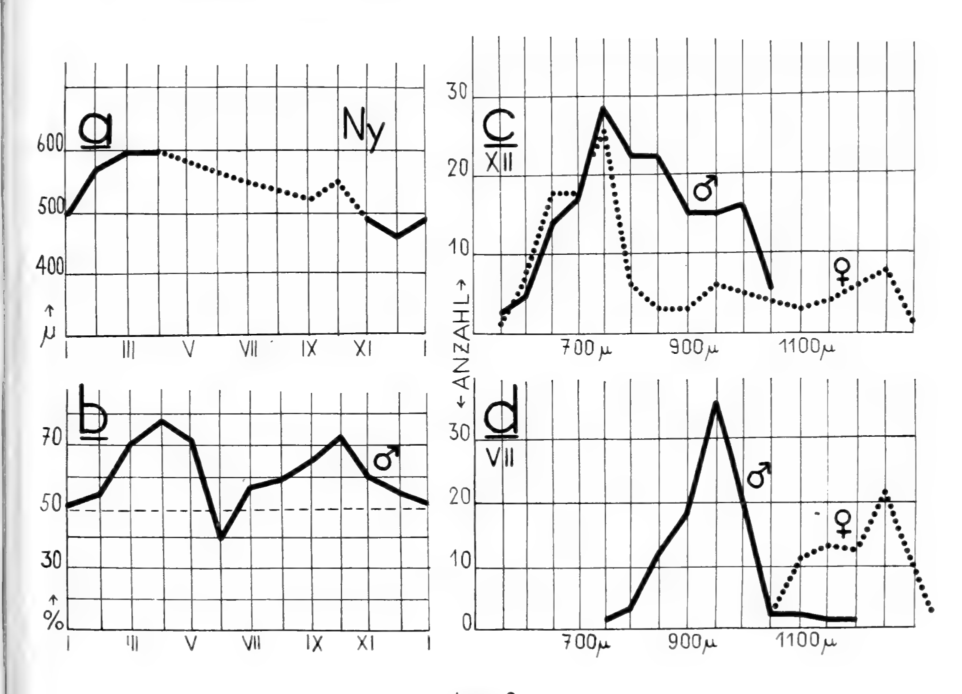


ABB. 2.

Hygrobates fluviatilis.

a = Durchschnittsgrösse der Nymphen im Laufe des Jahres.
b = Prozentuales Auftreten der Männchen im Laufe des Jahres.
c—d = Verteilungskurven der beiden Geschlechter, c im Dezember, d im Juli.

Ende Juli bis in den August hinein sind nahezu alle Weibchen ovigen, sie enthalten in ihrem Körperinnern zahlreiche Eier. In den übrigen Monaten sind nur vereinzelte oder gar keine Weibchen eiertragend (1 bis höchstens 3 Eier liegen

dann in einer Milbe). Die Eiablage erfolgt also Ende Juli anfangs August. Im vorliegenden Material sind nur wenige Larven entdeckt worden, über ihre weitere Entwicklung ist nicht viel bekannt. Wir wissen nur, dass Chironomiden als Wirt benützt werden (SPARING 1959). Die Nymphen treten erst ab November in grösserer Zahl auf. Ihre Körpergrösse nimmt von 460 μ im Laufe des Winters zu, sie erreicht im folgenden April mit 600 μ das Maximum (Abb. 2 *a*). Hier hören die Massenfänge an Nymphen auf. Bis zum folgenden Oktober sind nur vereinzelte oder gar keine Nymphen vorhanden, die Kurve 2 a ist darum in dieser Zeitspanne punktiert. Ende Mai sollten die der Nymphe folgenden Ruhestadien gefunden werden, auffallenderweise fehlen sie. Erst gegen Ende des Jahres treten die juvenilen, hellgelben Imagines auf, es sind wiederum nur Männchen.

Für die Erklärung der Männchenkurve (Abb. 2 *b*) muss vom Juli ausgegangen werden. Hier sind die beiden Geschlechter gleichmässig verteilt, es handelt sich durchwegs um braungefärbte Milben. Während im vorherigen Monat nur 2% der Weibchen eiertragend sind, verhalten sie sich im Juli ganz anders: 89% sind jetzt ovigen, 20 und mehr Eier sind im Körper deutlich zu erkennen. Im August sind dann nur noch 29% der dunkelbraun werdenden Weibchen ovigen, in den folgenden Monaten schwanken die Zahlen zwischen 4 und 0%. Auffallend ist nun das Verhalten der eiertragenden Milben. Werden diese in einem Aquarium gehalten, so sind sie von den Männchen sehr gut zu unterscheiden. Die letzteren schwimmen frei im Wasser umher. Die zur Eiablage schreitenden Weibchen sind durchwegs grösser, sie sind schwerfällig und kriechen auf dem Boden umher. Dieses typische Verhalten erlaubt uns, das starke Ansteigen der Männchenkurve zu deuten. Die unbeholfenen Weibchen werden nämlich von der Bachströmung fortgerissen, die Männchen kommen daher vom Juli an in die Mehrheit (im Oktober 72%). Der Beweis dieser Behauptung kann zur Zeit noch nicht erbracht werden, im kommenden Sommer sollen diesbezüglich ergänzende Untersuchungen durchgeführt werden. Eine entsprechende Beobachtung liegt jedoch vom Weidenbach vor. Dort leben im obersten Teile des Baches, unmittelbar nach der Quelle, zahlreiche Tiere der nahe verwandten Art *Hygrobates foreli* (Lebert, 1874). Im Quellabschnitt ist es mir nie gelungen, eine Grosszahl eiertragender Weibchen zu fangen. Diese befinden sich erst viel weiter unten, etwa 700 m von der Quelle entfernt, in einem Abschnitt des Baches, der eine kaum merkliche Strömung besitzt. In den Monaten Juli und August fing ich dort schon hunderte der schwerfälligen Weibchen, viele vollgestopft voller Eier, ich konnte nie ein einziges Männchen an dieser Stelle erbeuten. Die zur Eiablage bereiten Weibchen von *Hygrobates foreli* werden also weggeschwemmt, sie halten sich in den stillen Buchten des Mittellaufes der Bäche auf: der starke Anstieg der Männchenkurve vom Juli bis in den Oktober kann also (zunächst erst theoretisch) mit dem Verhalten der weiblichen Tiere erklärt werden. — Vom Oktober an sterben die Männchen ab, die Kurve senkt sich und erreicht bei Jahresbeginn den Gleich-

stand. Inzwischen sind die juvenilen Tiere angerückt. Die Verteilungskurven der beiden Geschlechter sind sehr aufschlussreich (Abb. 2 *c/d*). Im Juli liegt die Spitze der alten Männchen bei 950 μ, sie verschiebt sich bis zum Dezember nur unmerklich auf 1000 μ. Die Anzahl der alten Männchen, sie sind 900 bis 1050 μ gross, ist dann recht klein geworden. Die Zahl der juvenilen, also der neuen Generation ist erheblich grösser, ihr Maximum ist bei 750 μ festgelegt. Die alten Weibchen haben in beiden Monaten ihre Spitze bei 1250 μ, im Dezember sind die juvenilen Weibchen gegenüber den juvenilen Männchen in der Minderzahl, sie gruppieren sich in der Kurve um die Grösse von 750 μ. In den ersten Monaten des neuen Jahres ist der Nachschub der juvenilen Männchen auffallend stark, darum erhöht sich die Männchenkurve auf 78%. Im April z. B. sind es 257 Männchen von insgesamt 331 Imagines. Das frühere Erscheinen der Männchen ist schon bei *Sperchon glandulosus* nachgewiesen worden. Bei dieser Art folgen die Weibchen nach 2—3 Monaten, bei *Hygrobates fluviatilis* hingegen erst nach 4 Monaten. Darum muss sich die Kurve erst ab April wieder senken, sie erreicht im Juni den Gleichstand, sinkt sogar auf 38%, um sich Anfangs bis Mitte Juli wieder auf 50% zu erholen. In diesem Zeitpunkt sind die Tiere geschlechtsreif, sie paaren sich, und ab Ende Juli können die Eipakete an den Moospflanzen abgelesen werden. Die Kurve nimmt den schon geschilderten Verlauf.

Das Verhalten der dritten Art *Panisus michaeli* (Koenike, 1896) unterscheidet sich deutlich von dem der beiden anderen Spezies. Es handelt sich hier um eine in ganz Europa weit verbreitete Quellmilbe, die sich aber auch in den obersten Abschnitten der Quellbäche aufhält. Das massenhafte Auftreten im Flühbach ist darum nicht überraschend. Nun hat WALTER (1922) diese Art in einem Quellbach bei Davos während eines Jahres kontrolliert. Da er während des Winters einige eiertragende Weibchen fand, zog er den Schluss, „dass das Auftreten der Hydracarinen im Bache und in der Quelle an eine bestimmte Jahreszeit nicht gebunden ist. Eine Periodizität ist also nicht zu konstatieren". Diese Theorie stimmt nicht ! Wir wissen nämlich, dass die Larven vieler Hydracarinen-Gattungen ein Insekt als Zwischenwirt aufsuchen. LUNDBLAD (1927) hat z. B. im Juli *Panisus*-Larven von einer Braconide abgelöst. Im Winter aber ist es ausgeschlossen, dass die (kurzlebigen) Larven umherfliegende Insekten finden und damit befallen können. Eine Weiterentwicklung ist in der kalten Jahreszeit gar nicht möglich. Immerhin stimmt die Beobachtung WALTERS. Auch ich habe in den Wintermonaten ovigene Weibchen festgestellt. Im Januar z. B. sind aber von 173 Weibchen nur deren 5 ovigen (mit je einem Ei im Innern des Körpers). Ganz anders verhält sich der Juni-Fang: von 262 Weibchen sind 157 ovigen (60%), diesmal aber mit 1—7 Eiern pro Milbe. Im August sind dann nur noch 21% der weiblichen Tiere eiertragend. Die Eiablage findet demnach zwischen Juni und August statt; und tatsächlich können in dieser Zeitspanne zahllose Eipakete aus den Blattachsen der Moose wegpräpariert werden. Ende Juli konnte ich übrigens in

Quellen des Nationalparks zahlreiche *Panisus*-Larven auf der Wasseroberfläche schreitend beobachten. sie waren anscheinend auf der Suche nach einem umherfliegenden Insekt. Im anschliessenden August waren die Larven verschwunden. Wenn auch in den Wintermonaten Oktober-Mai vereinzelte ovigene Weibchen (2—5%) mit einem, höchstens zwei Eiern zu entdecken sind, so heisst das noch lange nicht, dass tatsächlich Eier abgelegt werden.

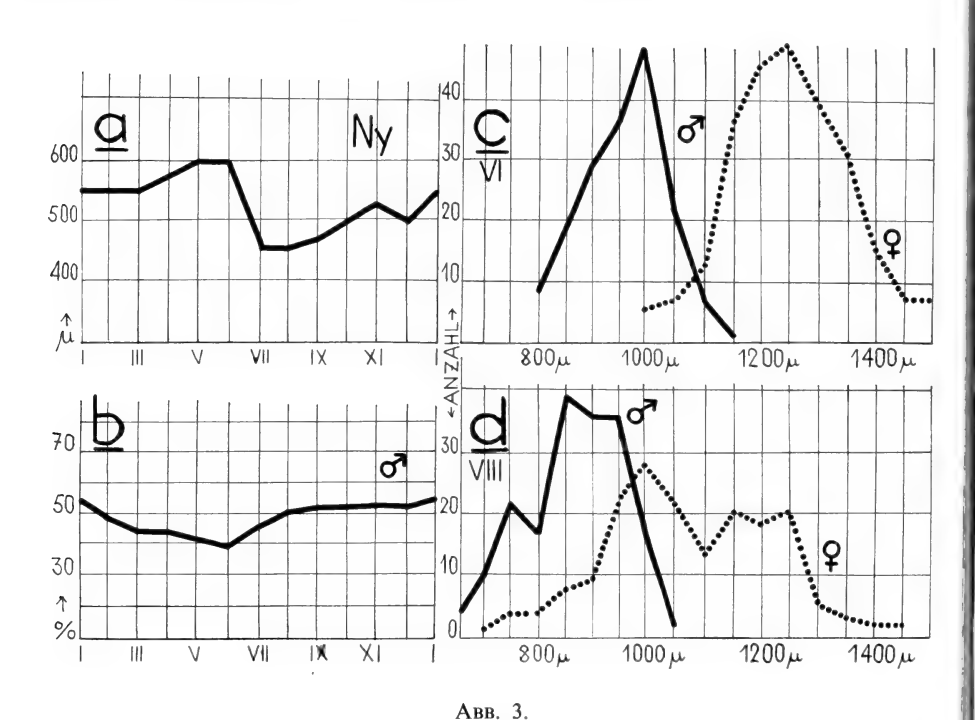


Abb. 3.

Panisus michaeli.

a = Durchschnittsgrösse der Nymphen im Laufe des Jahres.
b = Prozentuales Auftreten der Männchen im Laufe des Jahres.
c—d = Verteilungskurven der beiden Geschlechter, c im Juni, d im August.

Schon Ende Juli erscheinen die ersten, juvenilen Nymphen. Ihre durchschnittliche Grösse nimmt in den folgenden Monaten von 450 μ auf 600 μ zu (Abb. 3 *a*). Im Juni, spätestens Juli verwandeln sie sich zu den Imagines. Die beiden Ruhestadien sind in den Juli-Fängen in zahlreichen Exemplaren vorhanden. Aus ihnen entstehen die juvenilen Geschlechtstiere, wiederum sind es auch bei dieser Art zunächst nur Männchen.

Die prozentuale Männchenkurve (Abb. 3 *b*) ist bei *Panisus michaeli* viel flacher und weniger ausgeprägt. Trotzdem ist vom Juni an ein deutliches Ansteigen der Kurve zu bemerken. Sind in diesem Monat 38% aller Imagines Männchen,

so sind es am Jahresende 52%. Mit Beginn des neuen Jahres wirkt sich ebenfalls der verspätete Nachschub der Weibchen aus, die Kurve senkt sich bis zum Juni auf 38%.

Die Verteilungskurven der beiden Geschlechter sind während 10 Monaten vollständig gleichmässig, sie entsprechen der Gauss'schen Glockenkurve. Das Bild der hier abgebildeten Junikurve (Abb. 3 *c*) entspricht 9 weiteren Monatskurven. Ganz anders verlaufen die Kurven im August (Abb. 3 *d*), sie sind bei beiden Geschlechtern deutlich gestört. Bei den Weibchen sind die beiden Spitzen gut zu erkennen, die erste entspricht den juvenilen, die zweite den adulten Tieren. Eine einwandfreie Erklärung der Männchen-Kurve ist zur Zeit nicht möglich, eine Nachkontrolle des Augustfanges wird noch dieses Jahr erfolgen.

Die bis jetzt vorliegenden Untersuchungen haben neue Problemstellungen gebracht, sie haben auch einige erste Abklärungen ergeben. Es scheint zunächst, dass alle Bach- und Quellmilben einem Jahreszyklus unterstellt sind, der demjenigen der nahe verwandten Landmilben entspricht. Dieser Zyklus wird sich sicher verschiedenartig dokumentieren. Bei den Sperchoniden z. B. ist die Juraspezies *Sp. denticulatus* einjährig, die Montanspezies *Sp. glandulosus* zweijährig. Wie aber verhält sich die alpine *Sp. violaceus*? Aus dem Schweizerischen Nationalpark sind mir ergiebige Fundstellen auf 2000 m Höhe bekannt. Eine jahreszeitliche Untersuchung drängt sich dort auf ! Die Hygrobatiden sind vorwiegend Formen der stehenden Gewässer. Sie sind entwicklungsgeschichtlich länger als die Sperchoniden an das Wasserleben angepasst, aber noch nicht so lange wie die im System folgenden Pioniden. Von diesen wissen wir (LUNDBLAD 1927), dass die Larven keinen Wirt mehr benötigen und sich ohne Parasitismus direkt zur Nymphe entwickeln. Möglicherweise sind dann die Vertreter der „advanced watermites" so stark an das Wasserleben angepasst, dass auf eine Periodizität verzichtet wird. Dies abzuklären dürfte meine nächste Aufgabe sein.

LITERATUR

BADER, C. 1955. *Das gestörte Geschlechtsverhältnis bei Hydracarinen.* Rev. Suisse Zool. 66.

— 1963. *Jahreszeitliche Untersuchung an Bachhydracarinen.* Schweiz. Zeitschr. Hydrobiol. 15.

— 1965. *Das jahreszeitliche Auftreten der Männchen von Sperchon denticulatus (Hydrachnellae).* Acarologia 7.

LUNDBLAD, O. 1927. *Die Hydracarinen Schwedens I.* Zool. Bidrag fran Uppsala 11.

SPARING, J. 1959. *Die Larven der Hydrachnellae, ihre parasitische Entwicklung und ihre Systematik.* Parasitol. Schriftenreihe 10.

WALTER, C. 1922. *Die Hydracarinen der Alpengewässer.* Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges. 58.

N° 18. **Antonie W. Blackler.** — New Cases of the Oxford Nuclear Marker in the South African Clawed Toad.[1]

Division of Biological Sciences, Cornell University, Ithaca, New York, U.S.A.

The Oxford nuclear marker (ELSDALE, FISCHBERG and SMITH 1958) in the South African Clawed Toad, *Xenopus laevis* is a mutation which reduces the number of nucleoli in the nucleus. In the wild-type, the nucleus of each cell contains two nucleoli (2*nu*); sometimes these nucleoli fuse into a single body, the proportion doing so varying from tissue to tissue. In animals heterozygous for the Oxford mutant, all nuclei, without exception, contain only one nucleolus each (1nu); this nucleolus is approximately the size of a fused pair of the wild-type (BARR and ESPER 1963, FISCHBERG and ELSDALE 1960). Heterozygotes are just as viable as wild-types, and their ribosomal RNA synthetic pattern during development parallels that of the wild-type (BROWN and GURDON 1964).

In the homozygous condition (0*nu*), the nuclei of the embryo do not contain true nucleoli but are populated by a number of " blobs " of apparent nucleolar nature (WALLACE 1960, ESPER and BARR 1964). Homozygous embryos die when their brothers and sisters (2*nu* and 1*nu*) begin to feed as tadpoles. The homozygotes exhibit a syndrome of abnormality which is remarkably constant,—they are retarded, are microcephalic and microphthalmic, bear bilateral oedemas on the head and rectum, possess an abnormal gut, often haemorrhage in the kidney, and usually have a down-turned tail-tip. The 0*nu* syndrome is associated with the absence of ribosomal RNA synthesis during development (BROWN and GURDON 1964).

The Oxford nuclear marker behaves as a single Mendelian factor in tests of progeny (FISCHBERG and WALLACE 1960), and has been shown to consist of the complete deletion of the nucleolar region of the chromosome (KAHN 1962). It was found originally in a female toad of a colony maintained at Oxford University. A stock of 1*nu* (heterozygous) progeny was obtained from matings of this female, and the marker employed in a number of experiments involving nuclear transplantation (GURDON, ELSDALE and FISCHBERG 1960) and primordial germ cell transfer (BLACKLER and FISCHBERG 1961).

A second mutation affecting the number of nucleoli in a similar manner was discovered by UEHLINGER 1964, this time in a male animal of the colony of *Xenopus*

[1] Investigation supported by grant HD-01663 from the National Institutes of Health U.S. Public Health Service. The technical assistance of Miss Shelley Melkin is gratefully acknowledged.

at the University of Geneva. This colony consisted, at that time, of the larger part of the original Oxford collection, augmented by a number of wild-caught toads imported from South Africa. The animal in question hailed from this wild-caught part of the colony, but it was felt at the time of the discovery that the animal may have been a stray from the original Oxford 1*nu* stock, notwithstanding indications to the contrary. It may also be of note that whereas the entire Oxford part of the colony had been checked for the nucleolarity of its constituent members, the imported addition had received little analysis, — it being assumed to be entirely 2*nu*. It was by a chance observation that Uehlinger found the second mutation.

When the author, who had worked with both the Oxford and Geneva colonies, moved to his present address, a new shipment of *Xenopus laevis* was received from South Africa. These toads were known to be wild-caught. The new colony has been systematically checked for the nucleolarity of the animals by means of tests of progeny. To date, 61 individual toads have been so analyzed, and two of them, both female, have produced some heterozygous offspring when mated to a known wild-type male (1*nu* × 2*nu* cross). We may conveniently refer to these mutant females as Cornell 1 and 2 in order to distinguish them, in later discussion, from the Oxford and Geneva heterozygotes.

Cornell 1, mated to a 2*nu* male, yielded a sample of progeny in the ratio of 124 × 1*nu* : 150 × 2*nu*. Cornell 2 yielded a smaller sample of 34 × 1*nu* : 38 × 2*nu*. Both samples show good mathematical fit for a standard test-cross.

In order to determine the genetic relationship, if any, of the Cornell mutants to the Oxford mutant strain, two males of the latter were borrowed from Dr Brown and Dr Gurdon and mated to the Cornell females. The appearance of a ratio of 1 × 2*nu* : 2 × 1*nu* : 1 × 0*nu* could be taken as conclusive evidence of the identical nature of the Oxford and Cornell deletions.

Two methods of scoring the progeny of these matings were employed. A sample of eggs from each mating was sorted at the blastula stage, allowed to develop to the pre-feeding tadpole, and then scored for the number of animals showing the 0*nu* syndrome of abnormality. A second sample, also sorted as blastulae, was allowed to develop to the late neurula stage, and then each embryo was squashed under a coverglass and its nucleolarity " read " with the aid of a phase contrast microscope. The results were as follows,

Cornell 1 *a)* 0*nu* syndrome; 125 examples in a total sample of 497 tadpoles.
b) Squash analysis; 76 × 2*nu* : 169 × 1*nu* : 100 × 0*nu*

Cornell 2 *a)* 0*nu* syndrome; 118 cases in a sample of 468 tadpoles.
b) Squash analysis; 126 × 2*nu* : 234 × 1*nu* : 133 × 0*nu*.

These figures are consistent with the conclusion that the Oxford and Cornell markers are identical and involve the same deletion of part of the chromosome.

A review of the history of nucleolar mutants informs us that this kind of mutation is not a particularly rare phenomenon in *Xenopus laevis*. When the original Oxford mutant female was discovered, the Oxford colony numbered some 90 animals; these had been assembled from various laboratories in Great Britain, and all had been checked for nucleolar number. The Geneva mutant, if the initial hesitancy about this male animal is discounted, was found in a stock of about 90 toads, — most of which had not been checked for the 2*nu* condition. The two Cornell mutant females have been found during an analysis of 61 adults imported from South Africa. Therefore, although the numbers of animals are small, we can hazard that the frequency of the mutation causing total deletion of the nucleolar organizer region of one chromosome of a diploid set is in the order of 1½%.

There remains the question whether all the toads involved originally derived from a single small breeding population. Since wild-caught animals for export are usually sent by the Division of Inland Fisheries at Stellenbosch, enquiries have been made at this source (VAN WYK 1967). It appears that *Xenopus laevis*, for commercial export, are collected from ponds in the Western Province of South Africa, the ponds being spread over an area of about 2500 square miles. Adult toads, caught in the ponds, are temporarily stored at Stellenbosch prior to shipment. Thus it is likely that some shipments of *Xenopus* are made up of individuals drawn from a number of different ponds throughout the collecting area. However, since as many as 5400 toads have been taken from a single 2½ acre pond in one day (sic), it is quite possible that shipments made immediately after a collecting trip may be made up entirely of animals from a single pond. Unfortunately,it has not been possible to establish the precise geographical origin of the Cornell colony.

Occasional matings of 2*nu* toads yield progeny, some of whose nuclei bear one large and one variably smaller nucleolus. Genetic analysis of such toads has never been performed, but it may well be that some of these toads are carrying partial deletions of the nucleolar organizer region. This region, as recently reported (WALLACE and BIRNSTIEL 1966, BROWN 1967), has about 800 intermingled ribosomal RNA genes per chromosome for coding the synthesis of 28s and 18s ribosomal RNA.

In any event, zoologists using *Xenopus laevis* may reasonably expect to find new cases of the Oxford nuclear marker in their animals without much difficulty.

REFERENCES

BARR, H. J. and H. ESPER, 1963. *Nucleolar size in cells of Xenopus laevis in relation to nucleolar competition*. Exptl. Cell Res. 31: 211-214.

BLACKLER, A. W. and M. FISCHBERG, 1961. *Transfer of primordial germ cells in Xenopus laevis*. J. Embryol. Exptl. Morphol. 9: 634-641.

BROWN, D. D. 1967. *The genes for ribosomal RNA and their transcription during amphibian development.* In " Current Topics in Developmental Biology ", vol. 2. Academic Press, New York.

BROWN, D. D. and J. B. GURDON, 1964. *Absence of ribosomal synthesis in the anucleolate mutant of Xenopus laevis.* Proc. Natl. Acad. Sci. 48: 1466-1472.

ELSDALE, T. R., M. FISCHBERG and S. SMITH. 1958. *A mutation that reduces nucleolar number in Xenopus laevis.* Exptl. Cell Res. 14: 642-643.

ESPER, H. and H. J. BARR. 1964. *A study of the developmental cytology of a mutation affecting nucleoli in Xenopus embryos.* Dev. Biol. 10: 105-121.

FISCHBERG, M. and T. R. ELSDALE. 1960. *Personal communication.*

FISCHBERG, M. and H. WALLACE. 1960. *A mutation which reduces nucleolar number in Xenopus laevis.* In " The Cell Nucleus " (J. S. Mitchell, ed.). Academic Press, New York.

GURDON, J. B., T. R. ELSDALE and M. FISCHBERG. 1960. *A description of the technique for nuclear transplantation in Xenopus laevis.* J. Embryol. Exptl. Morphol. 8: 437-444.

KAHN, J. 1962. *The nucleolar organizer in the mitotic chromosome complement of Xenopus laevis.* Quart. J. Microscop. Sci. 103: 407-409.

UEHLINGER, V. 1964. *Personal communication.*

VAN WYK, G. F. 1967. *Personal communication.*

WALLACE, H. 1960. *The development of anucleolate embryos of Xenopus laevis.* J. Embryol. Exptl. Morphol. 8: 405-413.

WALLACE, H. and M. L. BIRNSTIEL. 1966. *Ribosomal cistrons and the nucleolar organizer* Biochim. Biophys. Acta 114: 296-310.

N° 19. **P. S. Chen, E. Kubli** und **F. Hanimann.** — Auftrennung der freien Ninhydrin-positiven Stoffe in *Phormia* und *Drosophila* mittels zwei-dimensionaler Hochspannungselektrophorese.[1] (Mit 6 Textabbildungen und 2 Tabellen.)

Zoologisch-vergl. anatomisches Institut der Universität Zürich.

Die Insekten zeichnen sich durch ihren hohen Gehalt an freien Aminosäuren, Peptiden und anderen Ninhydrin-positiven Stoffen aus (für eine zusammenfassende Darstellung, siehe CHEN 1966). Es wurde z. B. nachgewiesen, dass sowohl *Drosophila melanogaster* als auch *Culex pipiens* zahlreiche Peptide besitzen (MITCHELL und SIMMONS 1962, CHEN 1963). In der larvalen Hämolymphe von *Phormia regina* kommen verschiedene basische Peptide vor (LEVENBOOK 1966). Weitere wichtige

[1] Ausgeführt und herausgegeben mit Unterstützungen durch den Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung und die Karl Hescheler-Stiftung.

Derivate der Aminosäuren, deren Konzentration je nach den Arten und Entwicklungsstadien stark variieren, sind Tyrosinphosphat, Phosphoäthanolamin, Glycerophosphoäthanolamin, Phosphoserin und Phosphothreonin (CHEN und HANIMANN 1965, LEVENBOOK *et al.* 1965).

Für die Untersuchungen der Aminosäuren und ihrer Derivate in Insekten wird die Papierchromatographie sehr häufig gebraucht. Die bisherigen Erfahrungen haben aber gezeigt, dass bei Verwendung der gewöhnlichen Lösungsmittel keine vollständige Auftrennung dieser Substanzen erzielt werden kann. Bei *Drosophila* wandern alle Peptide sehr langsam auf dem 2-dimensionalen Papierchromatogramm und akkumulieren in der Nähe von Asparaginsäure und Glutaminsäure (CHEN *et al.* 1966). Die Peptide der Phormialarven überlappen stark mit den basischen Aminosäuren, wie Ornithin, Lysin und Arginin, die papierchromatographisch ohnehin schwer aufzutrennen sind. Eine viel bessere Auflösung kann durch Ionenaustausch-Chromatographie erreicht werden (CHEN 1963, CHEN und HANIMANN 1965, CHEN *et al.* 1967), die aber wegen des komplizierten Verfahrens und der z. T. kostspieligen Einrichtungen in ihrer Anwendbarkeit eingeschränkt ist. Neuerdings haben wir die freien Ninhydrin-positiven Komponenten in den Larven von *Phormia* und *Drosophila* mittels 2-dimensionaler Hochspannungs-Papierelektrophorese untersucht. Diese Methode zeichnet sich durch folgende Vorteile aus: (1) eine vollständige Auftrennung erfolgt innerhalb zwei bis drei Stunden, was einen grossen Zeitgewinn bedeutet: (2) die basischen Aminosäuren und Peptide lassen sich scharf trennen; und (3) in Kombination mit der Ninhydrinfärbung und einem spezifischen Test (siehe Abschnitt Methode) können die Peptidflecken eindeutig identifiziert werden. Im folgenden berichten wir über unsere bisherigen Erfahrungen und einige Ergebnisse, die wir mit der Hochspannungselektrophorese gewinnen konnten.

MATERIAL UND METHODE

Als Untersuchungsmaterial dienten verpuppungsreife Larven eines Wildstammes (Sevelen) und der Letalmutante *ltr* von *Drosophila melanogaster*, sowie Larven des frühen 3. Stadiums von *Phormia regina*. Die Drosophilalarven wurden auf Standardmedium (Mais-Zucker-Hefe-Agar) bei 25° C aufgezogen; die Phormialarven wurden mit gehacktem Kuhfleisch gefüttert und bei 23—24° C gehalten.

Vor der Entnahme der Hämolymphe wurden die Larven mehrmals gewaschen, getrocknet und einzeln mit Seziernadeln unter dem Binokular vorsichtig geöffnet. Die herausfliessende Hämolymphe wurde sofort mit einer Mikropipette aufgesogen und in ein eisgekühltes Glasröhrchen eingesammelt. Um die Aktivität der Tyrosinase zu hemmen, wurden der Hämolymphe-Probe einige Kristalle von

Phenylthioharnstoff zugegeben. Die Entfernung der Eiweisse erfolgte durch Versetzung der Hämolymphe mit dem 1½-fachen Volumen 10%iger Perchlorsäure. Die Probe wurde im Eisschrank über Nacht stehengelassen, und dann zentrifugiert. Anschliessend wurde die überstehende Lösung durch Zugabe von 50%iger Kalilauge auf pH 4 eingestellt. Nach Abkühlung in der Kälte wurde das ausfallende Kaliumperchlorat abzentrifugiert. Schliesslich wurde die klare überstehende Lösung in einem Vakuum-Rotationsverdampfer bei ca. 40° C eingedickt, und der Rückstand in destilliertem Wasser, dessen Volumen demjenigen der ursprünglichen Hämolymphe-Probe entsprach, aufgenommen.

Für die Herstellung der Extrakte wurden die Larven gewogen und in einem Glashomogenisator mit wenig Ringerlösung unter Kühlung während mehrerer Minuten homogenisiert. Nach dem oben beschriebenen Verfahren wurde das Homogenat enteiweisst und eingedickt. Die Konzentration der so hergestellten Extrakte betrug 0,9—1,5 g Frischgewicht pro ml.

Die von uns angewandte 2-dimensionale Hochspannungselektrophorese war im Prinzip ähnlich wie die von GROSS (1959) angegebene Methode. Mittels einer Mikropipette wurden 20 μl Hämolymphe oder 30—40 μl Extrakt auf ein Filterpapier (Whatman Nr. 3 MM, 37×41 cm) aufgetragen. Das Papier wurde zunächst gleichmässig mit einer 8%igen Ameisensäure-Lösung (pH 1,5) besprüht, auf ein trockenes Filterpapier gelegt und mit einer Walze vorsichtig gewalzt, um die überschüssige Säure zu entfernen. Wir legten dann das Papier zwischen zwei Glasplatten in einen Elektrophorese-Apparat (Pherograph Modell 64, L. Hormuth, Wiesloch). Die Auftrennung geschah mit einer Spannung von 1300—1400 V und einer Stromstärke von 100 mA, und dauerte ca. 1½ Std. Während der Elektrophorese wurde die Temperatur im Kühlsystem auf ca. —5° C festgehalten. Nach Beendigung der ersten Trennung und gründlicher Entfernung der Ameisensäure in einem Luftstrom bei 60° C wurde das Papier erneut mit einem Carbonat-Bicarbonat-Puffer (17 g Na_2CO_3 + 28,6 g $NaHCO_3$ + 10 l H_2O) von pH 9,6 besprüht. Die Elektrophorese in der 2. Dimension erfolgte durch Anlegen einer Spannung von 2000—2100 V und einer Stromstärke von 80 mA, und dauerte ca. 1¼ Std. Das Papier wurde wiederum in der Wärme getrocknet.

Um das Muster der so aufgetrennten Stoffe sichtbar zu machen, wurde das Pherogramm zuerst durch eine Ninhydrinlösung (5 g Ninhydrin + 970 ml Aceton + 30 ml Essigsäure) gezogen. Dieses wurde dann während 30 Min. bei 60° C erwärmt. Alle Ninhydrin-positiven Flecken wurden mit einem Bleistift eingerahmt.

Die Identifizierung der Peptide wurde nach einer ursprünglich von RYDON und SMITH (1952) ausgearbeiteten und von PAN und DUTCHER (1956) modifizierten Methode durchgeführt. Im Anschluss an die Ninhydrinfärbung besprühten wir das Pherogramm mit einer 0,28%igen Natriumhypochloritlösung. Durch die Chlorierung verschwand die Ninhydrinfarbe. Nachdem das Papier in der Luft

getrocknet worden war, wurde dieses nochmals mit 96%igem Äthanol besprüht, um das überschüssige Hypochlorit zu entfernen. Nach dem Wegdampfen des Äthanols erfolgte das letzte Besprühen mit einem Gemisch bestehend aus einer 1%igen Stärkelösung und einer 1%igen Kalium-jodidlösung im Verhältnis 1 zu 1. Alle Peptidflecken ergaben eine deutlich dunkelblaue Farbe. Da diese Farbe nicht stabil ist, wurde das Pherogramm nach der Stärke-Jodid-Behandlung sofort photographiert.

Um die Identifizierung der bei der Hochspannungselektrophorese beobachteten Peptide zu erleichtern, wurden zusätzliche Ioneaustausch-chromatographische Untersuchungen der Hämolymphe und Extrakte durchgeführt. Für eine ausführliche Beschreibung des vorliegenden Verfahrens verweisen wir auf die früheren Angaben von Chen (1963) und Chen *et al.* (1965, 1967).

Ergebnisse

Die elektrophoretische Auftrennung der freien Aminosäuren und Derivate in der Larvalhämolymphe von *Phormia* ist in Abbildung 1 dargestellt. Das obere Pherogramm (A) zeigt das Muster aller Ninhydrin-positiven Komponenten; diejenigen Flecken, die eine positive Reaktion bei der Hypochlorit-Stärke-Jodid-Behandlung aufweisen, sind auf dem unteren Pherogramm (B) deutlich zu sehen. Einige basische Peptide, die bei pH 1,5 schnell zur Kathode wandern, sind besonders konzentriert. Trotz ihrer hohen Konzentration bilden sie scharf aufgetrennte Flecken. In der Nähe des Startpunkts befindet sich ein schwach konzentriertes Peptid; dieses ergab keine Ninhydrinfärbung, konnte aber nach dem Peptidtest einwandfrei lokalisiert werden. Wie Abbildung 1 B zeigt, stellten wir ausser den Peptiden nach der Behandlung mit Hypochlorit-Stärke-Jodid ebenfalls eine positive Reaktion bei Glutamin, Methioninsulfoxyd und Phosphoäthanolamin fest. Auf die Spezifität des Peptidtests werden wir noch zurückkommen (siehe S.-).

Das Vorkommen von hoch konzentrierten basischen Peptiden in der *Phormia*-Hämolymphe wurde durch Ionenaustausch-chromatographische Analyse bestätigt. Wie aus Abbildung 2 ersichtlich ist, konnten mindestens 16 verschiedene Peptide im Bereich der basischen Aminosäuren eluiert werden. Im allgemeinen stimmt das Muster mit dem früheren Ergebnis von Levenbook(1966) gut überein mit Ausnahme des *β*-Alanins, welches in der von uns untersuchten Probe in viel geringerer Konzentration auftrat.

Um die Frage zu prüfen, inwiefern die auf unserem Pherogramm identifizierten Peptidflecken den von Levenbook (1966) beschriebenen Peptiden entsprechen, wurde eine weitere Fraktionierung durchgeführt. Die Hämolymphe-Probe wurde auf eine Dowex-50 (4×)-Säule aufgetragen und mit einem Gradientenpuffersystem bestehend aus Ammoniumformiat und Ammoniumacetat eluiert

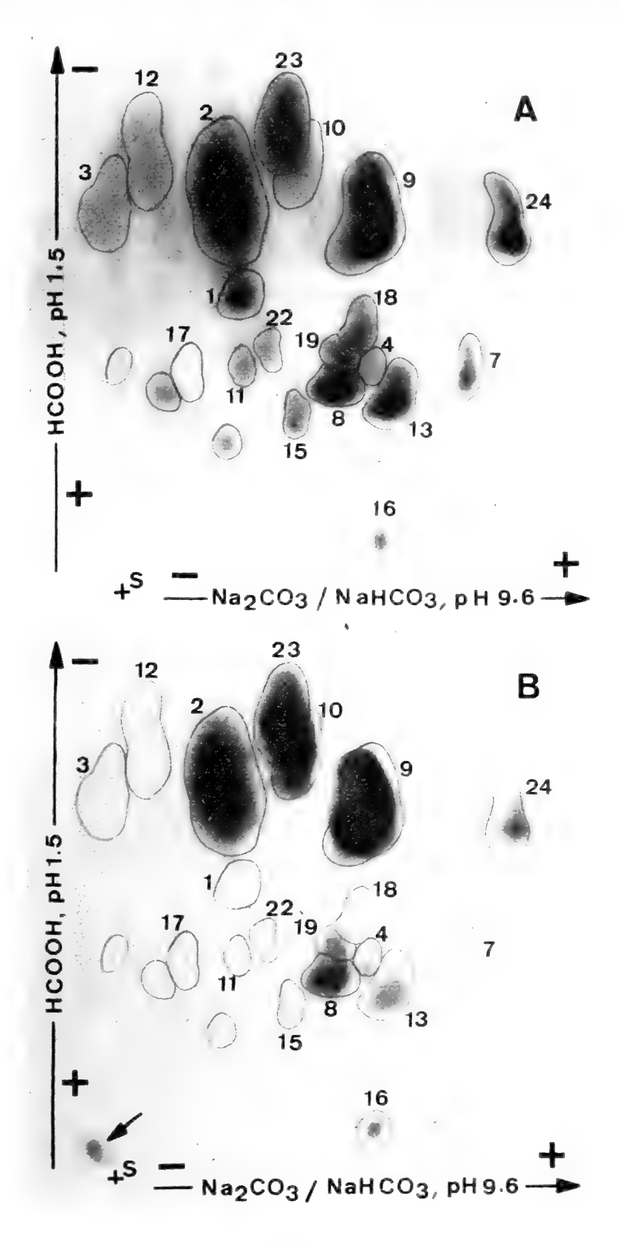


Abb. 1.

Zwei-dimensionale Auftrennung der freien Aminosäuren, Peptide und verwandten Stoffe in der larvalen Hämolymphe von *Phormia* mittels Hochspannungselektrophorese. Das Elektropherogramm wurde zuerst mit Ninhydrin gefärbt (A) und anschliessend mit Hypochlorit-Stärke-Jodid behandelt (B). Nummerierung der Flecke: 1, α-Alanin; 2, β-Alanin (+ Peptid); 3, Arginin; 4, Asparagin; 5, Asparaginsäure; 6, Cystein; 7, Glutaminsäure; 8, Glutamin; 9, Glycin (+ Peptide); 10, Histidin (+ Carnosin); 11, Leucin and Isoleucin; 12, Lysin; 13, Methioninsulfoxyd; 14, Ornithin; 15, Phenylalanin; 16, Phosphoäthanolamin (+ Taurin); 17, Prolin; 18, Serin; 19, Threonin; 20, Tyrosin; 21, Tyrosinphosphat; 22, Valin; 23-26, Peptide; 27, γ-Aminobuttersäure; 28, Phosphothreonin; 29, Phosphoserin; 30, Cysteinsäure. S, Startstelle.

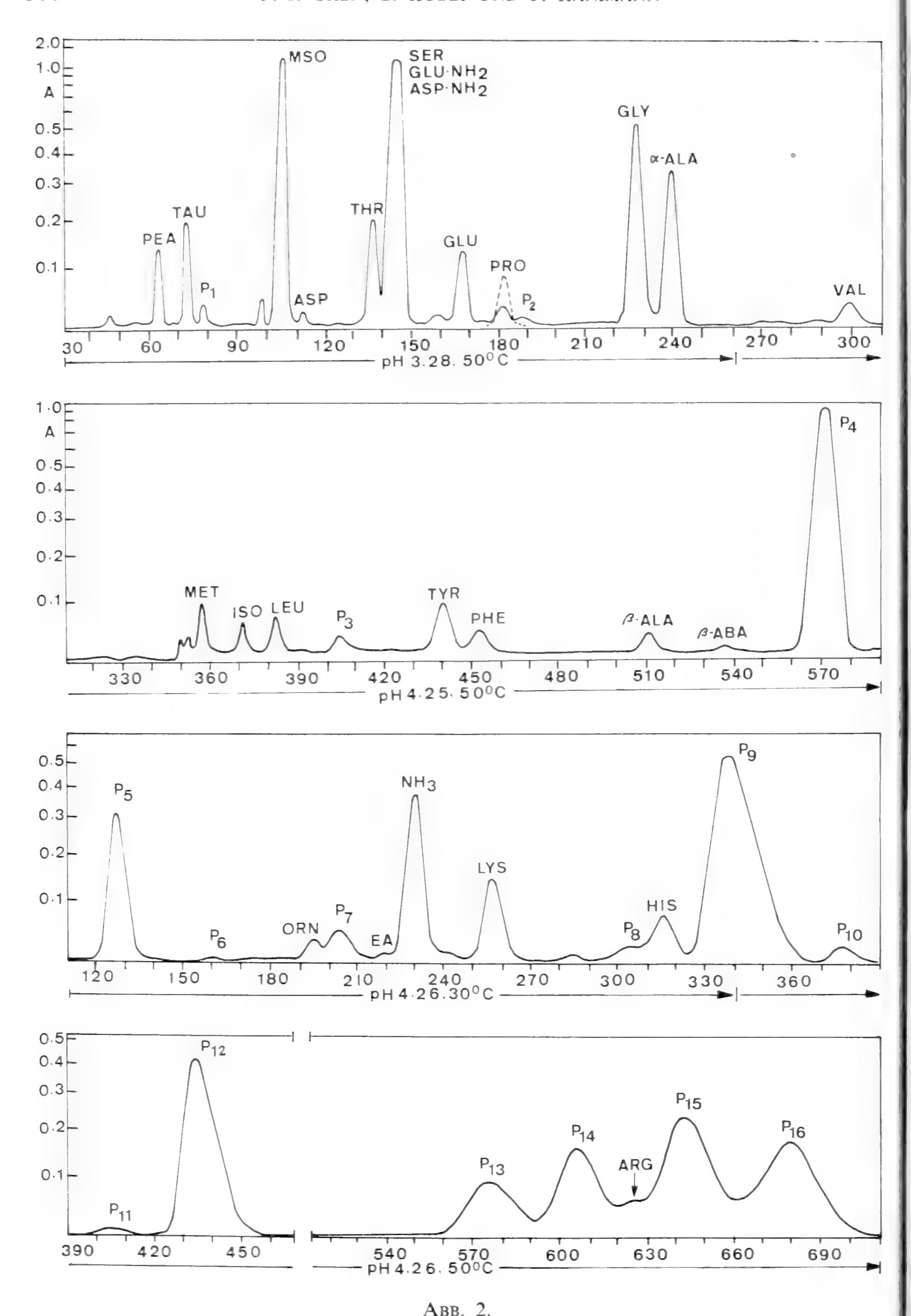


Abb. 2.

Fraktionierung der freien Ninhydrin-positiven Komponenten in der Hämolymphe (100 μl) von Phormialarven mittels automatischen Aminosäure-Analysators. Ordinate: Absorption bei 570 (ausgezogene Linie) bzw. 440 mμ (gebrochene Linie). Abszisse: Volumen des Eluats in ml. Abkürzungen: PSER, Phosphoserin; GPEA, Glycerophosphoäthanolamin; PEA, Phosphoäthanolamin; EA, Aethanolamin; MSO, Methioninsulfoxyd; ASP-NH_2, Asparagin; GLU-NH_2, Glutamin; γ-ABS, γ-Aminobuttersäure. Für die übrigen Aminosäuren gelten die ersten drei Buchstaben. Die Peptide (P) sind nach ihrer Reihenfolge der Eluierung aus der Harzsäule numeriert.

(siehe CHEN 1963). Wie Abbildung 3 zeigt, befinden sich drei Peptidfraktionen vor Lysin; eine weitere konzentrierte Fraktion überlappt mit Histidin. Diese wurden

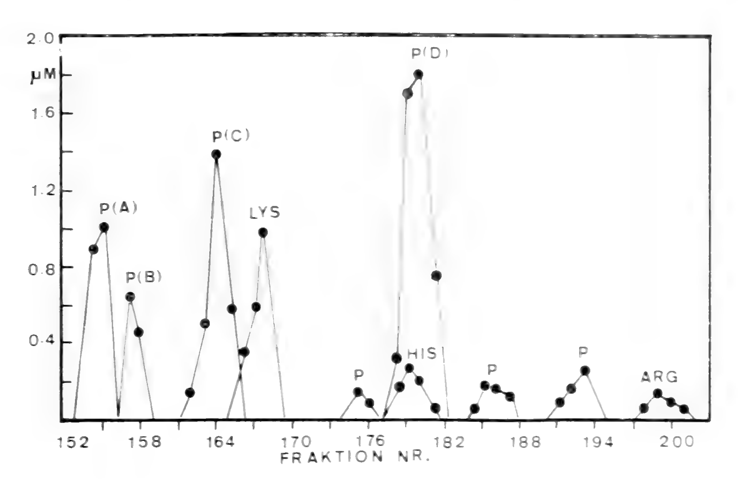


ABB. 3.

Fraktionierung der freien Ninhydrin-positiven Substanzen an einer Dowex-50(4 ·)-Säule mittels des Gradienten-Puffersystems. Es sind nur die Fraktionen 152-200 im Bereich der basischen Aminosäuren Lysin, Histidin und Arginin dargestellt (aus U. LANG 1967). Für die Lage der Peptide P(A)-P(D) auf dem 2-dimensionalen Pherogramm, siehe Abb. 4.

eingesammelt und gereinigt. Zusammen mit einer Standardlösung von Aminosäuren wurde jede der so hergestellten Fraktionen mit der 2-dimensionalen Hochspannungselektrophorese analysiert, und ihre Lage auf dem Pherogramm festgestellt.

TABELLE 1

Aminosäurenzusammensetzung von vier Peptidfraktionen aus der Larvalhämolymphe von Phormia *(für die Fraktionierung, siehe Abb. 3)*

Peptide	Fraktion Nr.	Aminosäuren-zusammensetzung
P (A)	152-155	Asp, His
P (B)	157-158	Asp, Lys
P (C)	161-165	Glu, Lys
P (D)	178-181	Asp, Ser, α-Ala, Lys

Diese Ergebnisse sind in Abbildung 4 zusammengestellt. Parallel dazu wurden die gereinigten Fraktionen einzeln mit 6 N HCl bei 110° hydrolysiert. Wie aus Tabelle 1 ersichtlich ist, sind diese aus zwei oder vier Aminosäuren zusammen-

gesetzt, wobei das Histidin oder Lysin stets vorhanden ist. Auf Grund der eben geschilderten Ergebnisse entspricht Fleck Nr. 24 auf den Pherogrammen in Abbildung 1 wahrscheinlich Peptid 7 von LEVENBOOK (1966). Fleck Nr. 9 enthält

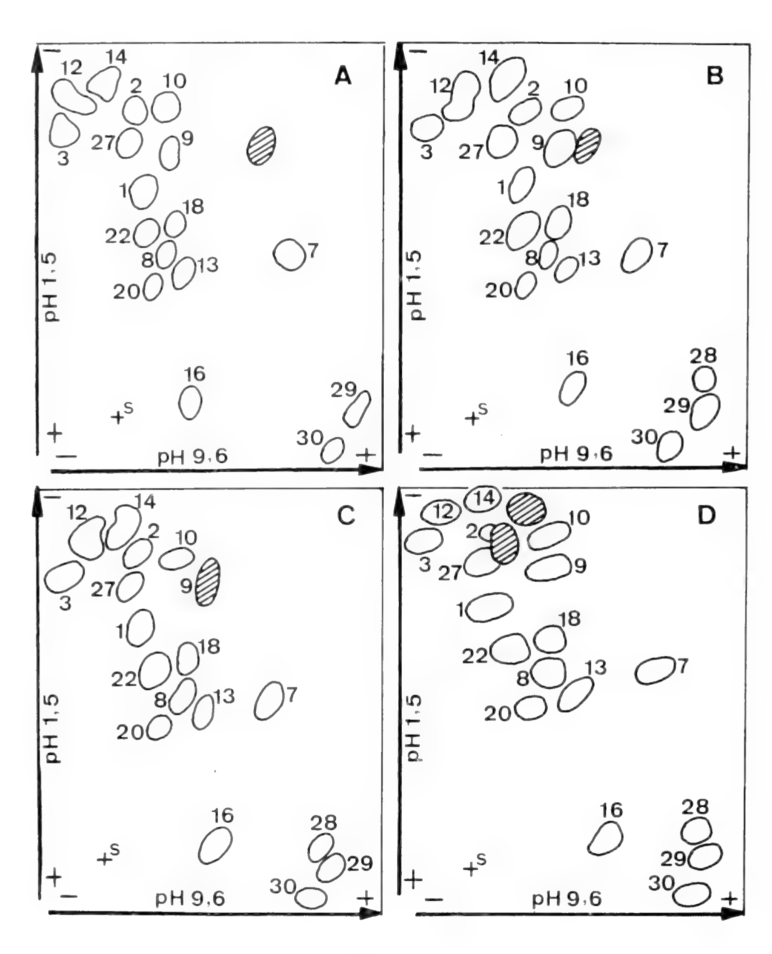


ABB. 4.

Elektrophoretische Beweglichkeit der einzelnen Peptide in der *Phormia*-Hämolymphe nach Fraktionierung an einer Dowex-50(4 ×)-Säule. Die Peptidflecken sind schraffiert. A, Fraktion Nr. 152-155; B, Fraktion Nr. 157-158; C, Fraktion Nr. 161-165; D, Fraktion Nr. 178-181 (siehe Abb. 3). Für die Nummerierung der Aminosäuren, siehe Text in Abb. 1.

Glycin und Peptide 8 und 10. Nach der Elektrophorese besteht die 4. Fraktion in Tabelle 1 aus zwei Komponenten, die die Stellen von Flecken Nr. 2 und 23 einnehmen, und vermutlich den Peptiden 14, 15 und 16 von Levenbook entsprechen. Damit ist auch verständlich, weshalb im Hydrolysat der vorliegenden Fraktion vier Aminosäuren gefunden wurden. Allerdings stellte LEVENBOOK (1966) in beiden

Peptiden kein Alanin fest. Weitere Untersuchungen sollen zeigen, ob in der hier hergestellten Fraktion eine Verunreinigung vorliegt. Fleck Nr. 10 zeigt die gleiche elektrophoretische Beweglichkeit wie Carnosin, und scheint mit dem Peptid 12 oder 13 von LEVENBOOK identisch zu sein.

TABELLE 2

Freie Aminosäuren und Derivate der larvalen Extrakte und Hämolymphe von Phormia *und* Drosophila

Aminosäuren und Derivate	*Phormia*				*Drosophila* (+/+)				*Drosophila* (*ltr/ltr*)			
	Extrakt		Hämolymphe		Extrakt		Hämolymphe		Extrakt		Hämolymphe	
	μM/g	%	μM/ 100 μl	%	μM/g	%	μM/ 100 μl	%	μM/g	%	μM/ 100 μl	%
ALA	6,87	16,12	0,27	3,19	6,06	19,49	0,33	9,88	5,08	9,87	0,49	5,81
ALA	0,57	1,34	0,08	0,94	0,91	2,93	0,03	0,90	1,38	2,68	0,16	1,90
ABA	0,03	0,07	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
ABA	0,23	0,54	0,02	0,24	—	—	—	—	—	—	—	—
ABA	0,12	0,28	+	—	0,04	0,13	0,01	0,30	0,09	0,17	0,01	0,12
ARG	2,14	5,02	0,16	1,90	0,87	2,80	0,04	1,20	0,67	1,30	0,04	0,47
ASP	0,18	0,42	0,02	0,24	0,07	0,23	0,01	0,30	0,11	0,21	+	—
ASP-NH$_2$	0,62	1,46	0,03	0,35	0,08	0,26	0,01	0,30	0,48	0,93	0,10	1,19
EA	0,18	0,42	+	—	0,34	1,09	+	+	0,25	0,49	+	—
GLU	3,97	9,32	0,08	0,94	3,16	10,16	0,09	2,70	1,76	3,42	0,04	0,47
GLU-NH$_2$	1,57	3,68	0,70	8,26	3,47	11,16	0,29	8,68	10,44	20,29	1,60	18,98
GLY	1,66	3,90	0,27	3,19	1,63	5,24	0,12	3,59	3,92	7,62	0,53	6,29
GPEA	—	—	—	—	0,41	1,32	+	—	0,66	1,28	+	—
HIS	1,74	4,08	0,50	5,90	0,86	2,77	0,15	4,49	1,95	3,79	0,45	5,34
ISO	0,36	0,84	0,02	0,24	0,26	0,84	0,02	0,60	0,40	0,78	0,06	0,71
LEU	0,38	0,89	0,03	0,35	0,48	1,54	0,03	0,90	0,68	1,32	0,09	1,07
LYS	4,03	9,46	0,19	2,24	1,31	4,21	0,29	8,68	5,86	11,39	1,34	16,96
MET	0,19	0,45	0,03	0,35	0,16	0,51	0,03	0,90	0,19	0,37	0,03	0,35
MSO	1,32	3,10	0,47	5,55	—	—	—	—	—	—	—	—
ORN	0,09	0,21	0,02	0,24	0,04	0,13	0,04	1,20	1,48	2,88	0,49	5,81
PEA	0,13	0,31	0,04	0,48	0,15	0,48	0,04	1,20	1,81	3,52	0,48	5,69
PHE	0,24	0,56	0,03	0,35	0,13	0,42	0,01	0,30	0,21	0,41	0,05	0,59
PRO	1,18	2,77	0,26	3,07	2,39	7,69	0,25	7,49	4,26	8,28	0,52	6,17
PSER	—	—	—	—	0,14	0,45	—	—	0,07	0,14	+	—
SER	1,08	2,53	0,20	2,36	0,68	2,19	0,07	2,10	1,20	2,33	0,32	3,79
TAU	0,88	2,07	0,07	0,83	0,80	2,57	0,03	0,90	0,53	1,03	0,05	0,59
THR	0,59	1,38	0,08	0,94	0,86	2,78	0,15	4,49	2,36	4,59	0,25	2,96
TYR	1,16	2,72	0,08	0,94	0,86	2,78	0,19	5,69	0,87	1,69	0,21	2,49
TYRP	—	—	—	—	4,20	13,51	1,02	30,54	3,28	6,37	0,90	10,68
VAL	5,64	13,24	0,05	0,59	0,57	1,83	0,06	1,80	1,03	2,00	0,15	1,78
NH$_3$	(2,84)	—	(0,29)	—	(0,18)	—	(0,17)	—	(1,09)	—	(0,20)	—
ptide	5,46	12,81	4,77	56,32	0,16	0,52	0,03	0,90	0,44	0,85	0,07	0,83
tal (ohne NH$_3$)	42,61		8,47		31,09		3,34		51,46		8,43	

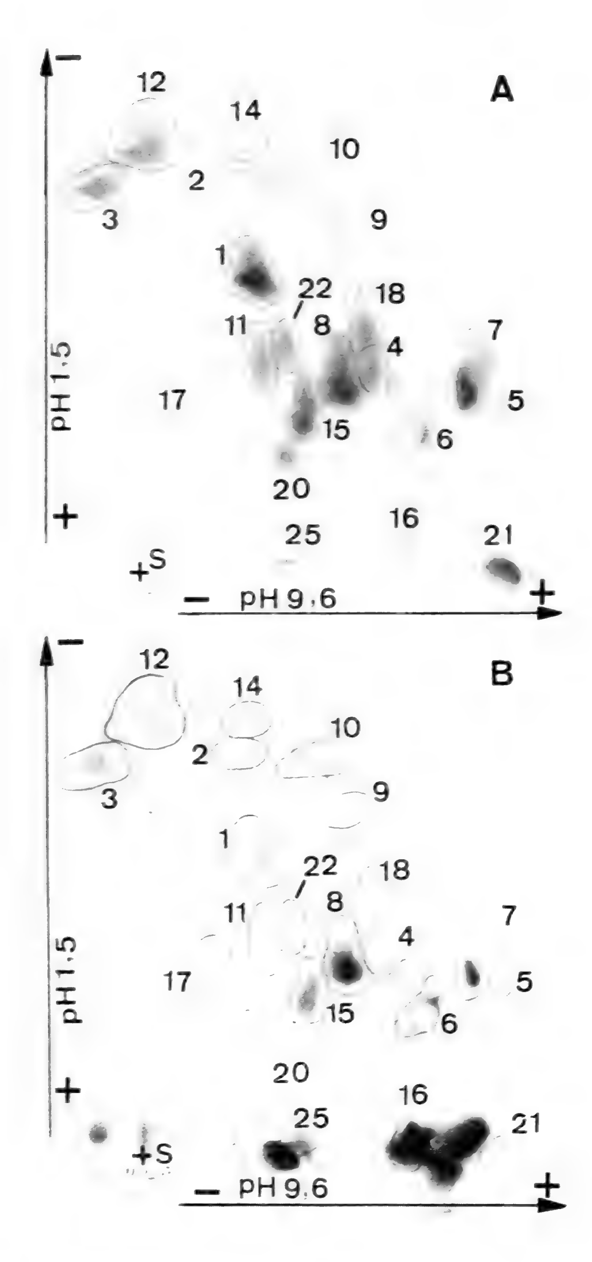


ABB. 5.

Zweidimensionale Hochspannungs-Papierelektrophorese der freien Aminosäuren. Peptide und verwandten Stoffe in Extrakten von 4-tägigen normalen Larven von *Drosophila*. Das Pherogramm wurde zuerst mit Ninhydrin gefärbt (A) und anschliessend mit Hypochlorit-Stärke-Jodid behandelt (B). Für die Nummerierung der einzelnen Flecken, siehe Text in Abb. 1.

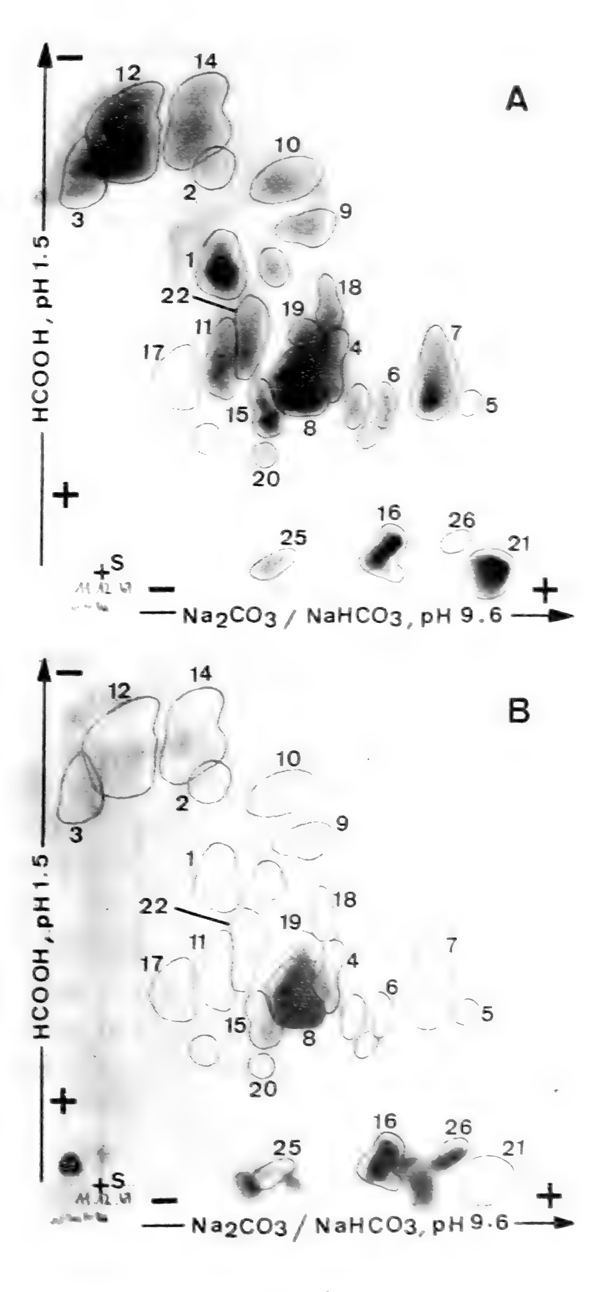


Abb. 6.

Zwei-dimensionale Hochspannungs-Papierelektrophorese der freien Aminosäuren, Peptide und verwandten Stoffe in Extrakten von 5-tägigen *ltr*-homozygoten Larven von *Drosophila*. A, Ninhydrin-Färbung; B, Hypochlorit-Stärke-Jodid-Behandlung. Für die Nummerierung der einzelnen Flecken, siehe Text in Abb. 1.

Im Gegensatz zu *Phormia* sind basische Peptide in Extrakten der Drosophilalarven nicht vorhanden (Abb. 5 und 6). Das gleiche gilt für die Hämolymphe. Wie aus der Farbintensität der Pherogramme A in Abbildungen 5 und 6 ersichtlich ist, besitzen die *ltr*-homozygoten Larven einen eindeutig höheren Gehalt an Ninhydrin-positiven Substanzen als der Wildtyp. Besonders konzentriert sind Lysin und Glutamin. Dies stimmt mit den früheren Ergebnissen von HADORN und STUMM-ZOLLINGER (1953) sowie STUMM-ZOLLINGER (1954) vollkommen überein. Die Behandlung der Pherogramme mit Hypochlorit-Stärke-Jodid ergab mindestens 6—7 Peptide, die entweder keine oder nur eine schwache Ninhydrinfärbung zeigten (siehe die Flecken am unteren Rand in Abbildungen 5 und 6). Alle diese Peptide besitzen eine sehr geringe kathodische Beweglichkeit bei pH 1,5, was auf ihre saure Natur hindeutet. Im Gegensatz zu Aminosäuren sind sie konzentrierter im Wildtyp als in den Letallarven.

Mittels der elektrophoretischen Technik konnten wir das Vorkommen von Tyrosinphosphat in *Drosophila* einwandfrei nachweisen (MITCHELL *et al.* 1960, CHEN und HANIMANN 1965), während es bei *Phormia* vollständig fehlt. Dieser Phosphatester bildet einen recht konzentrierten Fleck auf dem Pherogramm nach der Ninhydrinfärbung, reagiert aber negativ auf den Peptidtest (vergl. besonders Flecken Nr. 21 auf Pherogrammen A und B in Abb. 6).

Tabelle 2 stellt die Konzentrationen der einzelnen Ninhydrinpositiven Komponenten, die wir mittels des Aminosäure-Analysators (SPACKMAN *et al.* 1958) bestimmen konnten, zusammen. In Übereinstimmung mit den Mengenverhältnissen auf den 2-dimensionalen Pherogrammen erweist sich der Peptidgehalt in der Hämolymphe der Phormialarven als besonders hoch. Die *ltr*-Homozygoten enthalten viel mehr Lysin und Glutamin als die Normallarven.

DISKUSSION

Nach unserer Erfahrung eignet sich die Kombination der 2-dimensionalen Hochspannungselektrophorese mit anschliessender Behandlung des Pherogramms mit Ninhydrin und Hypochlorit-Stärke-Jodid besonders für die Identifizierung von Aminosäuren und Peptiden in den zu untersuchenden Proben. Dies ist besonders der Fall für Insektenmaterial, welches bekanntlich ein sehr kompliziertes Muster dieser Substanzen aufweist. Der von RYDON und SMITH (1952) angegebene spezifische Peptidtest ist sehr empfindlich. Wie oben beschrieben wurde, können mit dieser Methode auch diejenigen Peptidflecken, die keine Ninhydrinfärbung zeigen, identifiziert werden. Allerdings reagieren ausser den Peptiden verschiedene Aminosäuren, Amide und substituierte Aminosäurenderivate ebenfalls positiv (siehe TURBA 1954, CLOTTEN und CLOTTEN 1962). Dieser Nachteil kann aber grösstenteils durch das Besprühen mit Äthanol behoben werden (vergl. PAN und

DUTCHER 1956). Nach unserer Feststellung zeigen die meisten Aminosäuren keine oder nur eine schwach positive Reaktion, wenn ihre Mengen in der Probe weniger als 0,025—0,05 μM betragen. Ein weiterer Nachteil besteht darin, dass die blaue Farbe schnell verblasst. Nach REINDAL und HOPPE (1953) kann anstelle von Stärke Benzidin gebraucht werden. Die Färbung bleibt über längere Zeit stabil, wenn auch weniger intensiv.

Die vorliegenden Untersuchungen bestätigen den früheren Befund von LEVENBOOK (1966), dass basische Peptide in der Hämolymphe des frühen 3. Larvalstadiums von *Phormia* in hoher Konzentration vorkommen. Andererseits wurden bisher nur saure Peptide in Extrakten der Drosophilalarven nachgewiesen. Die physiologisch-biochemische Bedeutung dieser Peptide ist unbekannt. Weitere Untersuchungen mittels Markierung mit radioaktiven Aminosäuren sollen zeigen, ob sie in die Proteine inkorporiert, oder einfach abgebaut und ausgeschieden werden. Die Untersuchung von CHEN und DIEM (1961) über den Paragonienstoff in adulten Männchen von Drosophila deutet darauf hin, dass die Peptide möglicherweise noch spezifische Funktionen besitzen.

ZUSAMMENFASSUNG

Mittels 2-dimensionaler Hochspannungspapierelektrophorese wurden die freien Ninhydrin-positiven Stoffe der larvalen Hämolymphe und Extrakte von *Phormia regina* und *Drosophila melanogaster* aufgetrennt. In Kombination mit der Ninhydrinfärbung und dem Hypochlorit-Stärke-Jodid-Test (RYDON und SMITH 1952) konnte das Verteilungsmuster der Peptide und Aminosäuren auf demselben Pherogramm identifiziert werden. In Übereinstimmung mit früheren Ergebnissen, die mittels Papier- und Ionenaustausch-Chromatographie gewonnen wurden, erweist sich die Hämolymphe des frühen 3. Larvenstadiums von *Phormia* als besonders reich an basischen Peptiden, während in den Larvalextrakten von *Drosophila* nur saure Peptide vorkommen.

RÉSUMÉ

Les fractions positives à la ninhydrine des extraits de l'hémolymphe larvaire de *Phormia regina* et *Drosophila melanogaster* ont été séparées au moyen de l'électrophorèse sur papier à haute tension. En combinant la coloration à la ninhydrine avec le test à l'amidon iodé selon RYDON et SMITH (1952) il a été possible de déterminer sur le même phérogramme la répartition des peptides et des acides aminés. Les résultats sont en accord avec les observations faites au moyen de la chromatographie sur papier et celle à échange de ions: l'hémolymphe

du 3e stade larvaire de *Phormia* est particulièrement riche en peptides basiques tandis que les extraits larvaires de *Drosophila* ne contiennent que des peptides acidiques.

Summary

Ninhydrin—positive fractions of larval hemolymph of *Phormia regina* and *Drosophila melanogaster* were separated by high voltage paper electrophoresis. By combining ninhydrin coloration and Rydon & Smith's (1952) iode—starch test, it has been possible to determine the distribution of peptides and amino acids on the same pherogram. The results corroborate those obtained by paper- and ion-exchange chromatography: the 3rd larval stage hemolymph of *Phormia* is particularly rich in basic peptides while *Drosophila* larval extracts contain only acid peptides.

LITERATUR

Chen, P. S. 1963. *Studies on the protein metabolism of Culex pipiens L. IV. Separation of free amino acids and peptides in adult mosquitoes by column chromatography.* J. Insect Physiol. 9: 453-462.

— 1966. *Amino acid and protein metabolism in insect development.* Adv. Insect Physiol. 3: 35-132.

— and C. Diem. 1961. *A sex specific ninhydrin-positive substance found in the paragonia of adult males of Drosophila melanogaster.* J. Insect Physiol. 7: 289-298.

— und F. Hanimann. 1965. *Ionenaustausch-chromatographische Untersuchungen über die freien Aminosäuren und deren Derivate in Drosophila melanogaster.* Z. Naturf. 20 *b*: 307-312.

— F. Hanimann und C. Roeder-Guanella. 1966. *Phosphatester der Aminosäuren Serin und Tyrosin sowie des Äthanolamins in Drosophila melanogaster.* Rev. suisse Zool. 73: 219-228.

— F. Hanimann und H. Briegel. 1967. *Freie Aminosäuren und Derivate in Eiern von Drosophila, Culex und Phormia.* Rev. suisse Zool. 74: 570-589.

Clotten, R. und A. Clotten. 1962. *Hochspannungselektrophorese.* Thieme, Stuttgart.

Gross, D. 1959. *Two dimensional high-voltage paper electrophoresis of amino- and other organic acids.* Nature 184: 1298-1301.

Hadorn, E. und E. Stumm-Zollinger. 1953. *Untersuchungen zur biochemischen Auswirkung der Mutation „letal-translucida" (ltr) von Drosophila melanogaster.* Rev. suisse Zool. 60: 506-516.

Lang, U. 1967. *Vergleichende Untersuchungen über die freien Aminosäuren und deren Derivate in der larvalen Hämolymphe von Phormia regina und Drosophila melanogaster (Wildtyp, ltr-Mutante).* Diplomarbeit, Zoologisch-vergl. anat. Inst. Univ. Zürich.

Levenbook, L. 1966. *Hemolymph amino acids and peptides during larval growth of the blowfly Phormia regina.* Comp. Biochem. Physiol. 18: 341-351.

LEVENBOOK, L., M. L. DINAMARCA and F. LUCAS. 1965. *Unusual free amino acids and of ninhydrin-positive substances during morphogenesis of the blowfly Phormia regina*. Fed. Proc. 24: 471.

MITCHELL, H. K. and J. R. SIMMONS. 1962. *Amino acids and derivatives in Drosophila*. In *Amino Acid Pools* (J. T. HOLDEN, ed.), pp. 136-146. Elsevier, Amsterdam.

— P. S. CHEN and E. HADORN. 1960. *Tyrosine phosphate on paper chromatograms of Drosophila melanogaster*. Experientia 14: 410.

PAN, S. C. and J. D. DUTCHER. 1956. *Separation of acetylated neomycins B and C by paper chromatography*. Anal. Chem. 28: 836-838.

REINDEL, F. und W. HOPPE. 1953. *Über eine neue Färbemethode zum Nachweis von Aminosäuren, Peptiden und Eiweisskörpern auf Papierchromatogrammen*. Naturwiss. 40: 221.

RYDON, H. N. and P. W. G. SMITH. 1952. *A new method for the detection of peptides and similar compounds on paper chromatograms*. Nature 169: 922-923.

SPACKMAN, D. H., W. H. STEIN and S. MOORE. 1958. *Automatic recording apparatus for use in the chromatography of amino acids*. Analyt. Chem. 30: 1190-1206.

STUMM-ZOLLINGER, E. 1954. *Vergleichende Analyse der Aminosäuren und Peptide in der Hämolymphe des Wildtyps und der Mutante „letal-translucida" (ltr) von Drosophila melanogaster*. Z. Vererbungslehre 86: 126-133.

TURBA, F. 1954. *Chromatographische Methoden in der Protein-Chemie*. Springer, Berlin.

N° 20. **E. Dober.** — Die Wachstumsweise von Vorderbeinknospen von *Xenopus laevis* Daud. (Mit 4 Textabbildungen.)

Zoologisches Institut Bern, Abteilung für Entwicklungsphysiologie. Leitung: PROF. DR. P. A. TSCHUMI.

EINLEITUNG

Es wurde bis gegen Ende der 40er Jahre angenommen, dass die Extremitätenknospe so wachse, dass seit Entwicklungsbeginn vorliegende präsumtive Anlagebereiche sich gleichmässig entfalten. Diese Auffassung ist erstmals durch SAUNDERS (1948 *a*) widerlegt worden. Durch Setzen von Vitalmarken in Flügelknospen von Hühnchen konnte er zeigen, dass in der sehr jungen Knospe ausschliesslich proximale Flügelbereiche individualisiert sind und dass die distalen Abschnitte durch Proliferation des apikalen Mesoderms erst nach und nach niedergelegt werden. AMPRINO und CAMOSSO (1956 *a*, *b*, 1958 *b*) bestätigten die Befunde SAUNDERS. Mit Hilfe von Pastel- und Kohlenmarken haben sie das

Schicksal von verschiedenen Mesodermbezirken und von verschiedenen Zonen des Ektoderms der Flügelanlage bei Hühnerembryonen untersucht. Auch ihre Experimente ergaben, dass das Mesenchym, welches die distalen Abschnitte des Flügels bildet, aus dem distalen Knospenbereich stammt. Die Muskulatur namentlich entsteht *in situ* und nicht aus einwandernden Myotomfortsätzen, wie histologische Untersuchungen an Säugerembryonen vermuten liessen (z. B. MILAIRE 1956). Die Auswertung der Marken machte es möglich, eine Karte der präsumtiven Anlagebereiche verschieden alter Flügelknospen des Hühnchens herzustellen. (AMPRINO und CAMOSSO 1958, p. 523.)

Analoge Versuche führte HAMPÉ (1956, 1957) an Hinterbeinen von Hühnerembryonen durch; dabei fand er gleiche Wachstumsverhältnisse vor.

Transplantationsversuche von Knospenteilen des Flügels auf Stümpfe von Flügel oder Beinanlagen und umgekehrt, ferner Extirpationen von Zwischensegmenten der Extremitätenknospen (WOLFF et HAMPÉ, 1954; HAMPÉ, 1959; KIENY, 1960, 1964 *a*, *b*, *c*), bestätigten im wesentlichen die von SAUNDERS beschriebene Wachstumsweise.

Alsdann stellte sich die Frage, ob ausser den Amnioten noch andere Tiergruppen ein analoges Wachstum der Extremitäten aufweisen. TSCHUMI (1955, 1957) fand durch Markierungsversuche an Hinterbeinen von *Xenopus laevis*, dass die Zellen des Blastems einer jungen Knospe ebenfalls nur die basalen Teile des Beines liefern, während die distalen Bereiche an der Knospenspitze gebildet und von proximal nach distal angelegt werden.

Die Untersuchungen von TSCHUMI lassen auch für die Vorderextremität von *Xenopus* das gleiche Wachstumsprinzip vermuten. Es war daher naheliegend, die Verhältnisse beim Arm näher zu erforschen und insbesondere zu versuchen, eine Karte der mutmasslichen Anlagebereiche aufzustellen (vergl. TSCHUMI 1957, p. 154). Dabei mussten ins Mesoderm und in verschiedene Zonen des Ektoderms gesetzte Marken getrennt beurteilt werden, denn AMPRINO und CAMOSSO (1958) sowie TSCHUMI (1957) stellten fest, dass das Ektoderm der Anlage, entgegen dem Wachstumsprinzip des Mesoderms, im proximalen Bereich gebildet wird und auf seiner Unterlage gegen distal gleitet.

MATERIAL UND METHODE

1. *Das Tiermaterial, die Aufzucht*

Das Tiermaterial — *Xenopus laevis* Daud. — stammt aus der Zucht des Zoologischen Institutes der Universität Bern.

Alle Tiere wurden einzeln in Wassergläsern von 150-200 ml Inhalt bei konstanter Temperatur von 20-21° C gehalten. Das Wasser wurde jeden zweiten

Tag erneuert; gefüttert wurde mit einer im Mixer aufgerührten Brennesselpulversuspension, ebenfalls alle zwei Tage.

Weitere Angaben über die Haltung und Aufzucht von *Xenopus* finden sich bei GASCHE (1943), ANDRES, BRETSCHER, LEHMANN und ROTH (1948) und bei BRETSCHER (1949).

2. *Die Markierungsmethode*

Eine Petrischale von ca. 8 cm Durchmesser wurde 1 cm hoch mit Fasskitt belegt. Mit verschieden dicken Glas-Stäben lassen sich leicht Wannen drücken, in welche die Larven in Seitenlage eingelegt werden konnten. Die zur Markierung vorgesehenen Kaulquappen wurden mit MS 222 * (Sandoz) 1:7 000 bis zur Bewegungslosigkeit narkotisiert und dann in die mit MS 1:14 000 gefüllte Kitt-Petrischale überführt und in einer Wanne, stets auf der rechten Seite liegend, mit U-förmigen Glashäften befestigt.

Im Gegensatz zum Hinterbein liegt bei Anurenlarven das Vorderbein unter dem Integument. Um markieren zu können, musste ich dieses mit einem Mikromesserchen wegoperieren. Dieses wurde aus einer, auf zwei Seiten flachgeschliffenen Stahlnadel hergestellt. Durch einen U-Schnitt um die Knospe herum liess sich diese leicht freilegen. Mit einer Minuzie wurden dann kleinste, aber kompakte Brocken von Carmin auf die Epidermis oder in der Tiefe des Mesenchyms deponiert. Knospen und Marken wurden unmittelbar nach dem Eingriff und dann alle drei bis vier Tage mit einem Zeichenapparat gezeichnet. Die meisten Marken liessen sich während drei bis vier Wochen verfolgen. Sobald die knorpeligen Skelett-Teile des Armes ausgebildet waren, wurden die Larven getötet, fixiert, mit Malachitgrün „ Geigy " gefärbt (Knorpelfärbung) und aufgehellt, so dass die Marken lokalisiert werden konnten. Die vorliegende Arbeit basiert auf ca. 190 Markierungen.

ZUSAMMENFASSUNG DER RESULTATE

1. *Marken in der Epidermis*

Die in die Epidermis gesetzten Carminmarken deformieren sich, indem sie im Verlaufe der Entwicklung in proximo-distaler Richtung auseinandergezogen werden. Zudem wandern die Marken aus der Extremitätenlängsachse gegen medial und lateral in den Bereich einer mutmasslichen Epidermisleiste. In dieser Zone verleiben ursprünglich proximale Marken; distale werden noch mehr gegen distal verschoben und verschwinden nach und nach ganz (Fig. 1).

* Tricainmetansulfat

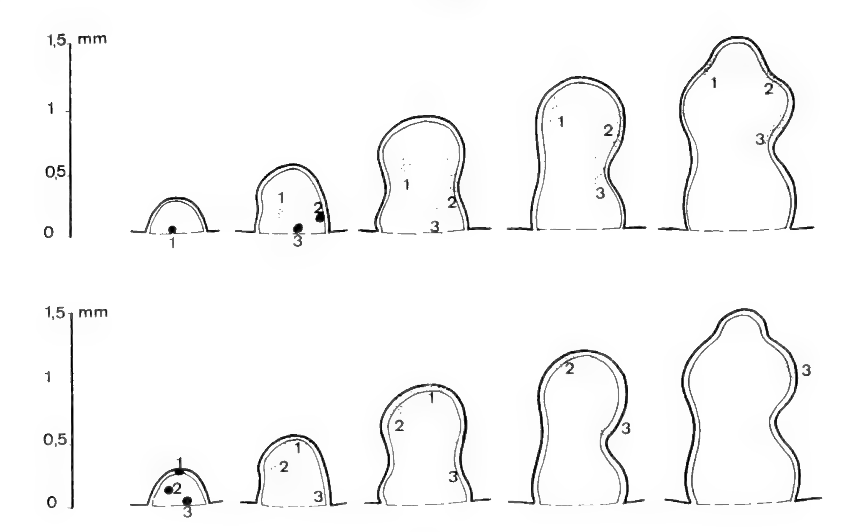


FIG. 1.

In die Epidermis gesetzte Marken dehnen sich und wandern gegen distal, wo sie nach und nach verschwinden. In der Extremitätenlängsachse liegende Marken werden gegen medial oder lateral abgedrängt.

FIG. 2.

Das Zurückbleiben der ins Mesenchym gesetzten Farbmarken veranschaulicht das apikale Knospenwachstum.

2. *Marken im Mesenchym*

Die Marken, die an verschiedenen Stellen des Mesenchyms deponiert worden sind, bleiben, im Gegensatz zu jenen auf der Epidermis, mehr oder weniger kompakt. Kurz zusammengefasst ist das Ergebnis dieser Markierungen folgendes: Eine in proximale Knospenbereiche gesetzte Marke breitet sich nur wenig aus; ihre Entfernung zum proximalen Ende bleibt konstant oder nimmt gar nach und nach noch ab. In die Spitze der Knospe eingebrachte Marken werden etwas mehr auseinandergezogen, und zwar umso stärker, je distaler sie gesetzt werden. Je nach dem Alter der Knospe finden sich solche Marken im Oberarm-, Unterarm-, Handwurzel-, Mittelhand- oder Fingerbereich (Fig. 2).

Diskussion

Die von Amprino und Camosso gemachte Feststellung, dass bei Embryonen von Hühnern die Epidermis eher im proximalen Knospenbereich wächst, gilt auch für Anuren. Meine Versuche haben ferner gezeigt, dass die Epidermis im apikalen Randzonengebiet teilweise abgebaut wird. Dafür spricht noch die Tatsache, dass in der Leiste relativ wenig Mitosen, dagegen vermehrt pyknotische Zellen vorkommen. Dies lässt auf ein Einwandern und Absterben von Epidermiszellen in der Leiste schliessen (Camosso, Jacobelli und Papalettera, 1960).

Die Auswertung der Epidermismarken ergab für jeden Entwicklungszustand der Knospe einen proximalen Bereich mit erhöhtem Epidermiswachstum, be-

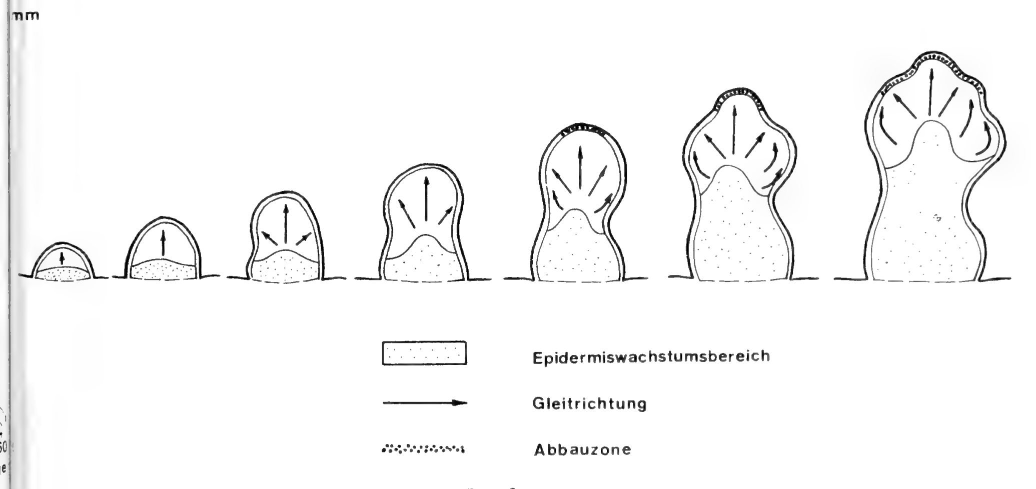


Fig. 3.

ie Epidermis bildet sich im proximalen Extremitätenbereich, gleitet dann in bestimmten Richtungen über das Mesenchym und wird in der Leistenregion nach und nach abgebaut.

stimmte Richtungen, in denen die Marken über das Mesenchym gleiten, und eine distale Abbauzone der Epidermis (Fig. 3).

Im Gegensatz zu den Epidermismarken bleiben die ins Mesenchym eingeführten Marken zurück. Dies ist durch die Annahme erklärbar, dass die Knospe vor allem am distalen Ende wächst. In einem besondern Proliferationsbereich wird in proximo-distaler Reihenfolge Extremitätenmaterial niedergelegt. Zuerst wird also Scapulazonamaterial angelegt, darauf werden sukzessive Humerus-, Radius/Ulna-, Carpus-, Metacarpus- und Phalangenmaterial niedergelegt. Die Auswertung aller Marken ermöglichte es, festzustellen, auf welchen Stadien die präsumtiven Extremitätenabschnitte erstmals nachweisbar sind:

0,2 mm: Die Knospe besteht nur aus Scapulazonamaterial.

0,3 mm: Eine Knospe dieser Länge besitzt im proximalen Bereich Scapula- und ausserdem eine Kappe mit angelegtem Humerusmaterial.

0,4 mm: Antebrachiummaterial wird angelegt.

0,5 mm: Unterscheidung von präsumtivem Radius- und Ulnamaterial möglich.

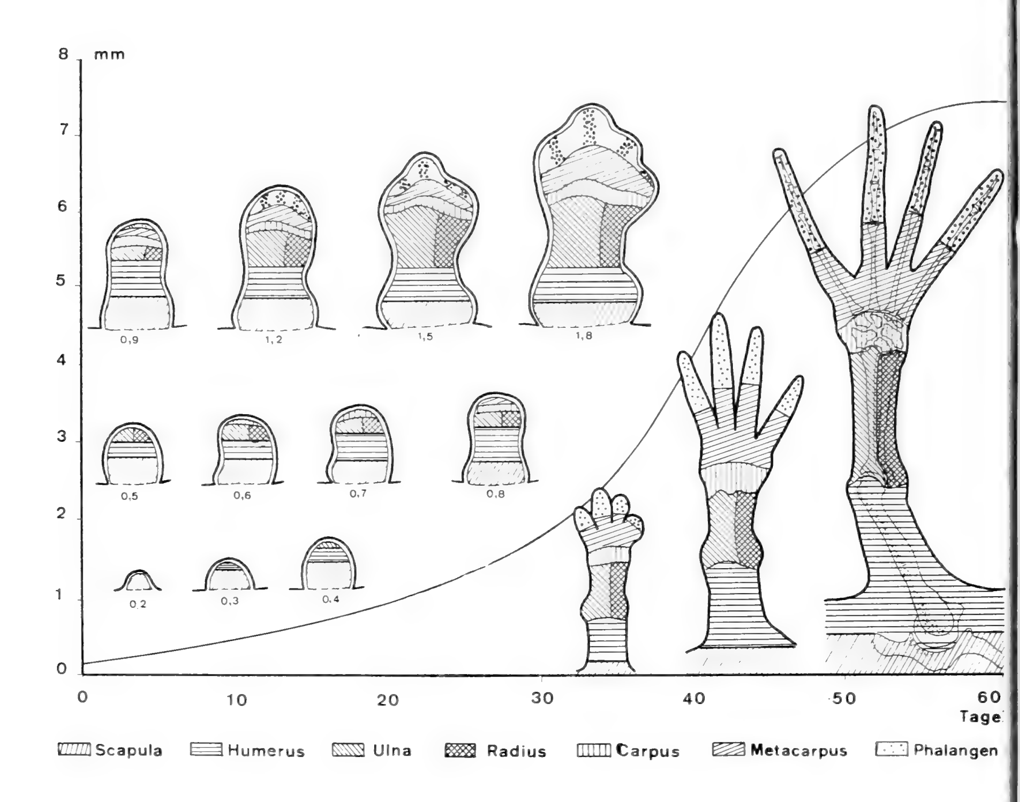


FIG. 4.

Karte des Anlagemusters verschieden alter Vorderextremitätenknospen von *Xenopus laevis*.

0,6 mm: Carpusmaterial vorhanden.
0,8 mm: Metacarpusmaterial und z. T. Phalangen angelegt.
0,9 mm: Alle Phalangen niedergelegt; die einzelnen Phalangen hingegen noch kaum differenzierbar.
1,2 mm: Alle vier Phalangenbereiche differenziert.

Das heisst: In einer 1,2 mm langen Armknospe sind alle Extremitätenabschnitte niedergelegt.

Auf Grund des erhaltenen Punktefeldes aller Marken ist es ein leichtes, die noch fehlenden Abschnittsgrenzen durch Extrapolation zu ermitteln und eine Karte des Anlagemusters verschieden alter Vorderextremitätenknospen von *Xenopus laevis* aufzustellen (Fig. 4).

Zusammenfassung

Durch Vitalmarkierungen mit Carmin wurde das Schicksal von verschiedenen Zonen des Ektoderms und verschiedenen Mesodermbezirken unterschiedlich alter Vorderextremitätenknospen von *Xenopus*larven untersucht. Die Änderung der Form und der Lage der in die Epidermis gesetzten Marken zeigt, dass das Ektoderm der Knospe in proximalen Bereichen wächst, distalwärts über die Mesenchymunterlage gleitet und im Gebiet der mutmasslichen Epidermisleiste abgebaut wird.

Die Marken, die ins Mesenchym eingefügt worden sind, ergeben, dass die Vorderextremität von *Xenopus* gleich wie die Hinterextremität und auch gleich wie die Hühnchenextremitäten wächst: Die präsumtiven Gliedmassenabschnitte werden in proximo-distaler Reihenfolge niedergelegt.

Bei 1,2 mm langen Knospen sind alle Abschnitte der Vorderextremität von *Xenopus laevis* niedergelegt.

Résumé

La destinée des diverses zones de l'ectoderme et du mésoderme des bourgeons de membres antérieurs des larves de *Xenopus* a été étudiée par la méthode des marques colorées. Il en résulte que l'ectoderme croît depuis la région proximale du bourgeon, glisse par-dessus le mésenchyme et est détruit dans la région d'une éventuelle crête épidermique.

Le mésoderme s'accroît par juxtaposition de matériel neuf, de la base à l'extrémité, comme dans le membre postérieur de *Xenopus* et comme dans les membres du Poulet. Toutes les parties sont déjà en place lorsque le bourgeon atteint 1,2 mm.

Summary

The destiny of the various ectodermal and mesodermal zones of the buds of the forelegs of larval *Xenopus* has been studied by the method of coloured marks. Therefrom results that the ectoderm grows from the proximal region of the bud, glides over the mesenchyma and is destroyed in the region of a presumed epidermal crest.

The mesoderm grows by addition of new material at the apex of the bud as in the hind limbs of *Xenopus* and as in the limbs of chicken. All the elements are already in place when the bud is 1,2 mm long.

LITERATUR

AMPRINO, R. et M. CAMOSSO. 1956 *a. Etude expérimentale de la morphogénèse de l'aile dans l'embryon de poulet.* 1. Recherches par la méthode des marques colorées. Arch. Biol. Paris 67: 613-633.

— 1956 *b. Aspetti della morfogenesi dell'ala nell' embrione di pollo.* Atti Soc. Ital. Anat. XVII. Conv. Monit. zool. ital. Suppl. 65: 96-104.

— 1958 *b. Analisi sperimentale dello sviluppo dell'ala nell'embrione di pollo.* Roux' Archiv 195: 509-541.

ANDRES, G., A. BRETSCHER, F. E. LEHMANN und D. ROTH. 1948. *Einige Verbesserungen in der Haltung und Aufzucht von Xenopus laevis.* Experientia. 5,2: 83-84.

BRETSCHER, A. 1949. *Die Hinterbeinentwicklung von Xenopus laevis Daud. und ihre Beeinflussung durch Colchizin.* Rev. suisse Zool. 56: 33-96.

CAMOSSO, M., V. JACOBELLI e N. PAPPALETTERA. 1960. *Ricerche descrittive e sperimentali sull'organogenesi dell'abbozzo dell'ala dell'embrione di pollo.* Riv. Biol. 52: 323-357.

GASCHE, P. 1943. *Die Zucht von Xenopus laevis Daudin und ihre Bedeutung für die biologische Forschung.* Rev. suisse Zool. 50: 262-269.

HAMPÉ, A. 1959. *Contribution à l'étude du développement et de la régulation des déficiences et des excédents dans la patte de l'embryon de poulet.* Arch. Anat. micr. Morph. exp. 48: 345-478.

KIENY, M. 1960. *Rôle inducteur du mésoderme dans la différenciation précoce du bourgeon de membre chez l'embryon de poulet.* J. Embryol. exp. Morph. 8: 457-467.

— 1964 *a. Régulation des excédents et des déficiences du bourgeon d'aile de l'embryon de poulet.* Arch. Anat. micr. Morph. exp. 53: 29-44.

— 1964 *b. Etude du mécanisme de la régulation dans le développement du bourgeon de membre de l'embryon de poulet. I — Régulation des excédents.* Dev. Biol.

— 1964 *c. Etude du mécanisme de la régulation dans le développement du bourgeon de membre de l'embryon de poulet. II — Régulation des déficiences dans les chimères « aile — patte » et « patte — aile ».* J. Embryol. exp. Morph. 12: 357-37 1.

MILAIRE, J. 1956. *Contribution à l'étude morphologique et cytochimique des bourgeons de membre chez le Rat.* Arch. Biol. 67: 297-391.

SAUNDERS, J. W. 1948 *a. The proximo-distal sequence of origin of the parts of the chick wing and the role of the ectoderm.* J. exp. Zool. 108: 363-404.

TSCHUMI, P. A. 1955. *Versuche über die Wachstumsweise von Hinterbeinknospen von Xenopus laevis Daud. und die Bedeutung der Epidermis.* Rev. suisse Zool. 62: 281-288.

— 1957. *The growth of the hindlimbud of Xenopus laevis and its dependence upon the epidermis.* J. Anat. 91: 149-173.

WOLFF, E. et A. HAMPÉ. 1954. *Sur la régulation de la patte du poulet après résection d'un segment intermédiaire du bourgeon de patte.* Compt.-Rend. Soc. Biol., Paris 148: 154-156.

N° 21. **Anne Droin, Jacqueline Reynaud** et **Verena Uehlinger.** — Folded jaw (fj), une mutation létale récessive affectant le développement de la mâchoire chez *Xenopus laevis.*[1] (Avec 7 figures dans le texte.)

Station de Zoologie expérimentale, Université de Genève.

La mutation « folded jaw » (fj) a été découverte au cours de l'analyse génétique d'une famille (F_1 75.51) dont un des parents était issu de la transplantation nucléaire. Par la suite, elle a été retrouvée dans d'autres familles analysées génétiquement et s'est révélée très répandue dans une de nos souches de laboratoire.

Cette mutation provoque une morphogenèse anormale des tissus de la mâchoire et, de ce fait, peut aider à comprendre le déroulement des processus qui contribuent à édifier une mâchoire normale.

MODE DE TRANSMISSION DE LA MUTATION

Six F_1 parmi celles qui ont été analysées génétiquement dans notre laboratoire ont présenté cette mutation.

Les résultats des différents croisements effectués au sein de ces familles sont résumés dans le tableau 1. Ils indiquent qu'il s'agit d'un facteur récessif. En fait, le taux de la mutation est inférieur à 25%. On observe même parfois un très fort déficit qui pourrait s'expliquer par la difficulté de reconnaître tous les mutants comme tels à cause d'autres anomalies précoces du développement dues, par exemple, à l'hypermaturité des œufs. En outre, nous ignorons encore s'il existe un « linkage » avec d'autres mutations présentes dans les familles analysées.

---

[1] Travail exécuté grâce à une subvention du Fonds National Suisse de la Recherche Scientifique (requêtes n^os^ 3868 et 4411).

Comme la mutation semble 100% pénétrante et qu'elle est létale, elle ne se transmet que par les porteurs hétérozygotes.

TABLEAU 1

Mode de transmission de la mutation

Génotype croisé	Taux théorique de fj	Nombre de croisements		Taux de fj	
fj/+ × fj/+	25%	20	3: AG 71.63	112/461	24,2%
			1: AG 75.63	39/186	20,9%
			4: AG 77.63	172/751	22,9%
			3: AG 75.51	50/213	23,4%
			2: AG 41.5	59/359	16,4%
			7: AG M_4C122: $F_1 77.76$	116/501	23,1%
			$F_1 20.72$	111/570	19,4%
				T: 659/3041	21,6%

ORIGINE DE LA MUTATION

L'un des parents de chacune des F_1 de ces six familles est issu de la transplantation nucléaire et l'autre est un animal de souche uninucléolée du laboratoire. Les croisements de retour (« backcrosses ») ont montré que, dans les F_1, les animaux hétérozygotes ont reçu la mutation de leur père ou de leur mère provenant du stock et non du parent transplanté. L'origine de la mutation est donc dans le stock, plusieurs animaux la portent (♂ 63 Oxf. 1 nucléole, ♂ 51 Oxf. 2 nucléoles, ♂ 5 Oxf. 1 nucléole, ♀ 77 Oxf. 1 nucléole, ♀ 20 Oxf. 2 nucléoles). Ces animaux binucléolés ont des parents communs avec les individus uninucléolés.

Il n'est pas possible de savoir si c'est un animal sauvage importé d'Afrique du Sud ou un animal de souche de laboratoire qui a introduit la mutation.

DESCRIPTION DE LA MUTATION

Morphologie externe. C'est au moment des premières torsions intestinales (st. 42 selon NIEUWKOOP et FABER, 1956) que l'on commence à voir une différence entre des têtards normaux et des têtards mutants « fj ». Ceux-ci, vus de dos, présentent une tête légèrement plus étroite que les normaux et un faible œdème de la région des yeux; vus du côté ventral, le trait le plus frappant est la position de la papille adhésive qui, au lieu d'être à l'extrémité antérieure de la mâchoire se trouve un peu en arrière; de profil, on observe un léger œdème de la région du cœur et l'insertion anormale de la nageoire dorsale qui forme un angle obtu au lieu d'être horizontale.

Au cours du développement, la position de la papille adhésive continue à se modifier, elle est de plus en plus enfoncée à l'intérieur de la mâchoire et pliée en forme de V; la position des yeux change également, au lieu d'être orientés latéralement, ils sont déplacés du côté ventral; le large muscle de la mâchoire inférieure

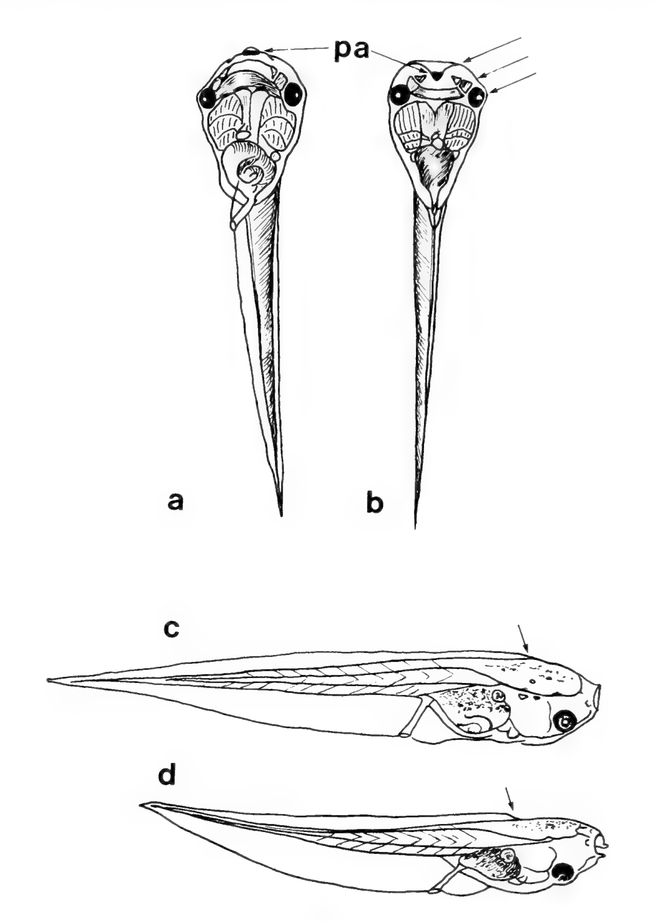


FIG. 1.
Têtard normal (*a*) et têtard « fj » (*b*) vus ventralement;
têtard normal (*c*) et têtard « fj » (*d*) vus de profil;
p.a.: papille adhésive. (Les flèches désignent les régions anormales.)
Le têtard « fj » présente un syndrome avancé.
L'intestin est très réduit, car ce têtard, ne pouvant se nourrir,
a vécu plusieurs jours sur ses réserves de vitellus.

est replié et l'appareil branchial est plus étroit que chez le têtard normal. Les œdèmes (yeux et cœur) restent faibles mais dans quelques cas, cependant, ils peuvent s'accentuer. Le développement général du têtard « fj » se poursuit normalement, mais à un rythme plus lent que celui du têtard normal (fig. 1 *a*, *b*, *c*, *d*).

Lorsque les têtards normaux commencent à se nourrir, le syndrome des anormaux s'est encore accentué, la papille est complètement rentrée et repliée et les yeux sont orientés tout à fait ventralement. Les autres caractères n'ont que peu évolué. Ces têtards anormaux ne peuvent pas se nourrir, ils meurent quand ils ont épuisé leur vitellus.

Observations histologiques. Les têtards normaux et anormaux ont été analysés en coupes sériées de 7 μ, transversalement, sagittalement et frontalement et colorés soit à l'hémalun-éosine, soit à l'aldéhyde fuchsine-hémalun-vert lumière-orange G, coloration qui met particulièrement bien en évidence les cartilages.
Sur une coupe transversale d'un normal et d'un jeune mutant au st. 43, on observe, au niveau de l'arc hyoidien, du côté ventro-latéral du *processus muscularis* du cartilage palato-carré, la présence de deux muscles: l'externe est l'orbito-hyoidien (Edgeworth 1930, Nieuwkoop et Faber 1956, Sedra et Michael 1957) ou muscle *levator hyoidei* (Kotthaus 1933, Paterson 1939) et l'interne, le muscle *quadrato-hyoangularis* (Nieuwkoop et Faber 1956, Sedra et Michael 1957) ou muscle *depressor mandibulae* (Paterson 1939) (fig. 2 et 3).

Fig. 2.

Coupe transversale d'un têtard normal (st. 43) au niveau de l'arc hyoidien; p.m.c.pq.: *processus muscularis* du cartilage palato-carré; m. oh.: muscle orbito-hyoidien; m. qha.: muscle *quadrato-hyoangularis*; c. ch.: cartilage cerato-hyal.

Fig. 3.

Coupe transversale d'un têtard « fj » (st. 43) au niveau de l'arc hyoidien. (Mêmes explications que sous fig. 2.)

Fig. 4.

Coupe transversale d'un têtard normal (st. 43) au niveau de l'arc mandibulaire; m.l.m.:muscle *levator mandibulae ;* m. qha.: muscle *quadrato-hyoangularis ;* c. M.: cartilage de Meckel.

Fig. 5.

Coupe transversale d'un têtard « fj » (st. 43) au niveau de l'arc mandibulaire; m.l.m.: muscle *levator mandibulae ;* m. qha.: muscle *quadrato-hyoangularis ;* c. M.: cartilage de Meckel; c. pq.: cartilage palato-carré.

Fig. 6.

Coupe transversale d'un têtard normal (st. 47) au niveau de l'arc hyoidien; m. oh.: muscle orbito-hyoidien; m. ih.: muscle interhyoidien; c. ch.: cartilage cerato-hyal.

Fig. 7.

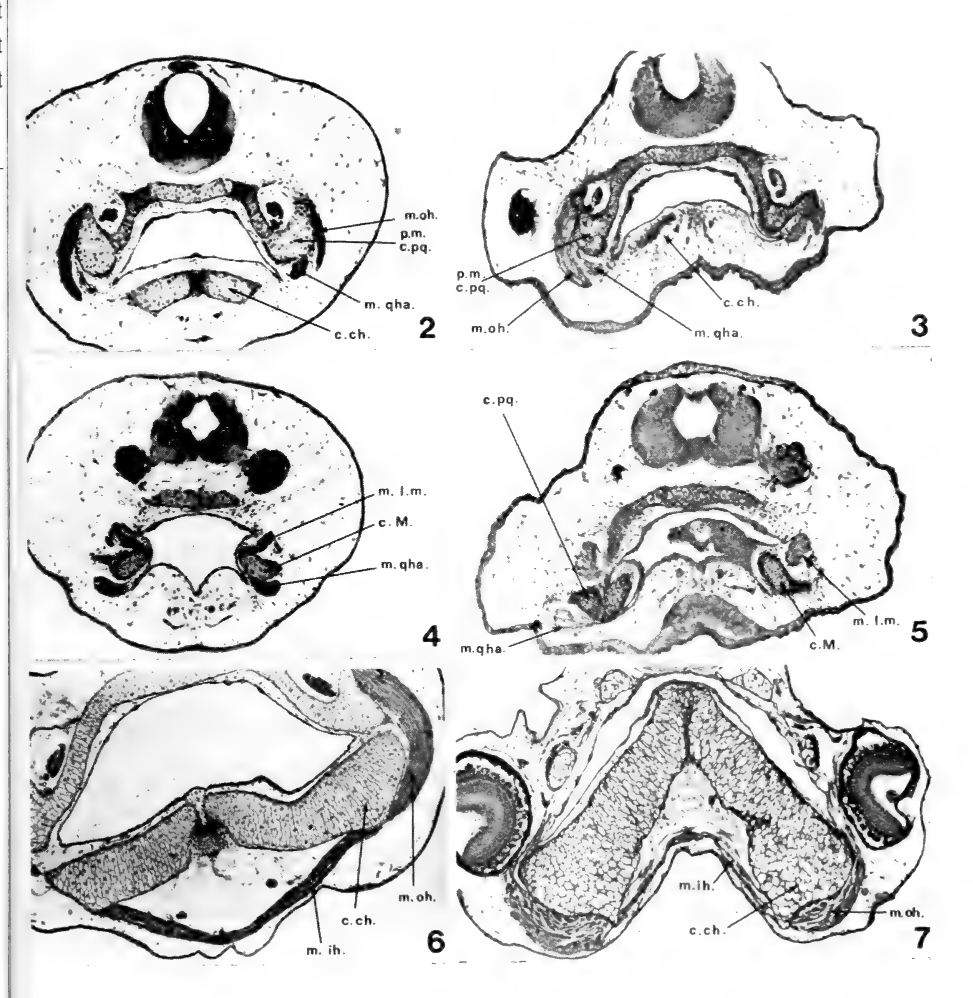
Coupe transversale d'un têtard « fj » (st. 47) au niveau des cartilages cerato-hyals; (mêmes explications que sous fig. 6).

En suivant ce dernier muscle en direction antérieure chez un têtard normal on constate qu'il se prolonge au-delà de l'articulation des cartilages de Meckel/palato-carré et qu'il s'insère sur le cartilage de Meckel à un niveau plus antérieur dans l'arc mandibulaire.

Chez un « fj », par contre, l'insertion antérieure de ce muscle se situe au niveau de l'articulation Meckel/palato-carré, il ne va pas plus en avant dans l'arc mandibulaire. Seul à ce niveau le muscle *levator mandibulae* est présent sur le côté dorsal du cartilage de Meckel (Fig. 4 et 5).

Sur des coupes faites à des stades ultérieurs du développement, le même phénomène se retrouve: absence du muscle *quadrato-hyoangularis* au niveau du cartilage de Meckel, mais insertion à l'extrémité antérieure du cartilage palato-carré.

Dans les stades avancés, on observe aussi une perturbation caractéristique de la morphologie de la mâchoire; au niveau de l'arc hyoidien, les deux cartilages



cerato-hyals prennent une position de plus en plus perpendiculaire à la normale, le muscle interhyoidien est plus court et plié et les yeux sont en position plus ventrale que chez le normal; au niveau de l'arc mandibulaire, les cartilages de Meckel sont situés dans un angle de 90° par rapport à la normale, la papille adhésive est plus en arrière et pliée. Dans la mâchoire supérieure, les cartilages et les muscles se trouvent aussi en position anormale; la bouche est plus petite et déformée. On a l'impression que la mâchoire supérieure a basculé par-dessus la mâchoire inférieure raccourcie. Il est difficile de comparer des coupes normales et anormales tant la topographie est différente pour un niveau donné (fig. 6 et 7).

L'appareil branchial est plus étroit que chez le normal, l'intestin se développe normalement.

Discussion

Ces observations histologiques soulèvent plusieurs problèmes d'ordre morphogénétique qu'il n'est pas possible de résoudre dans le cadre de cette étude descriptive, mais il nous semble intéressant de les signaler.

Le muscle *quadrato-hyoangularis* prend naissance au stade 38 par dédoublement du muscle orbito-hyoidien. Chez les mutants « fj » ce dédoublement a lieu. Seuls l'allongement du muscle et son insertion antérieure sont anormaux. Nous ne pouvons pas expliquer l'origine de cette anomalie et nous ne savons pas si le retard général du développement du têtard dans son entier ne provient pas d'une même cause.

La perturbation morphologique de la mâchoire en est-elle aussi la conséquence ou est-elle la conséquence de l'absence du muscle *quadrato-hyoangularis* dans l'arc mandibulaire ?

Au stade où apparaît l'anomalie, les muscles ne sont pas encore fonctionnels, les myofibrilles n'ont pas apparu. Les muscles ne doivent donc pas exercer de traction active sur les cartilages. Mais le simple fait que ces muscles soient insérés sur les cartilages, est-il suffisant pour les maintenir en place ? Si oui, nous constatons, dans le cas des têtards « fj », que le cartilage de Meckel n'est pas maintenu en place en l'absence du muscle *quadrato-hyoangularis* et nous pouvons imaginer qu'il change de position comblant le vide créé et entraînant ainsi progressivement un désordre morphologique dans cette mâchoire.

Seule une étude histogénétique et morphogénétique plus détaillée nous permettra de résoudre ces problèmes.

Résumé

Il s'agit de la description d'une mutation « fj » (folded jaw) récessive létale chez les embryons de *Xenopus laevis* présentant une déformation de la mâchoire

inférieure. L'examen histologique révèle que le muscle *quadrato-hyoangularis*, au lieu de se prolonger antérieurement jusqu'au cartilage de Meckel, s'insère sur le cartilage palato-carré. Cette mutation a été découverte lors de l'analyse génétique de 6 F_1; un des parents de chacune de ces F_1 est issu de la transplantation nucléaire. Cette mutation a été introduite par les parents appartenant à une des souches de laboratoire dont l'origine est indéterminée.

Zusammenfassung

Es handelt sich um die Beschreibung einer rezessiv letalen Mutation « fj » (folded jaw) in Form einer Unterkieferdeformation bei den Embryonen von *Xenopus laevis*. Dis histologische Untersuchung ergibt dass der Muskel *quadrato-hyoangularis*, statt sich weiter nach vorne bis zum Meckel'schen Knorpel zu verlängern, am Knorpel des Palato-Quadratum inseriert. Diese Mutation wurde anlässlich der genetischen Analyse von 6 F_1 entdeckt; einer der Elternteile jeder dieser F_1 war durch Kerntransplantation erhalten worden. Diese Mutation wurde aber durch den anderen Elternteil, der Labortieren unbekannter Provenienz entstammt, eingeführt.

Summary

A recessive lethal mutation « fj » (folded jaw) which appears in the embryos of *Xenopus laevis* is described; it causes an abnormality of the lower jaw. The histological examination shows that the muscle *quadrato-hyoangularis* is inserted on the palato-quadrate cartilage instead of being inserted more anteriorly on Meckel's cartilage. This mutation has been discovered during the genetic analysis of 6 F_1; one of the parents of each of these families was the result of nuclear transplantation. In each case the mutation was introduced by the parent from the laboratory and not by the transplant-frog. The origin of this spontaneous mutation is unknown.

Remerciements

Cette étude a été entreprise dans le cadre de l'analyse génétique des noyaux somatiques dirigée par le professeur Fischberg. Nous tenons à le remercier pour ses conseils et pour avoir mis à disposition les animaux de transplantation.

Nous exprimons notre reconnaissance à M^lle^ L. Voll et M. J.-P. Vuagniaux pour l'élevage et l'entretien des animaux et à M^lle^ M. Maye pour le travail photographique.

BIBLIOGRAPHIE

EDGEWORTH, F. H. 1930. *On the masticatory and hyoid muscles of larvae of Xenopus laevis.* J. Anat. London 64: 184-188.

KOTTHAUS, A. 1933. *Die Entwicklung des Primordialcraniums von Xenopus laevis bis zum Metamorphose.* Zeitschr. wiss. Zool. 144: 510-572.

NIEUWKOOP, P. D. and J. FABER. 1956. *Normal table of Xenopus laevis (Daudin).* North Holland Publishing Company, Amsterdam.

PATERSON, N. F. 1939. *The head of Xenopus laevis.* Quat. J. micr. Sc. 81: 161-230.

SEDRA, S. N. and M. I. MICHAEL. 1957. *The development of the skull, visceral arches, larynx and visceral muscles of the South African clawed toad, Xenopus laevis (Daudin), during the process of metamorphosis (from stage 55 to stage 66).* Verh. K. ned. Akad. Vet. (Afd Natuurk, Ser. 2). 51: 1-80.

N° 22. **J. Fischer** und **S. Rosin.** — Einfluss von Licht und Temperatur auf die Schlüpf-Aktivität von *Chironomus nuditarsis* Str.[1, 2] (Mit 6 Textabbildungen)

Zoologisches Institut der Universität Bern.

Bei *Chironomus* werden, wie bei den meisten holometabolen Insekten, bestimmte Tageszeiten zum Schlüpfen bevorzugt. Die bisher hierüber angestellten Untersuchungen von PHILIPP (1938), PALMÉN (1955) und STRENZKE (1960) (Übersicht bei REMMERT 1962) zeigen, dass die Schlüpfzeiten von Art zu Art verschieden liegen können, und dass eingipflige oder zweigipflige Schlüpfverteilungen vorkommen.

Die grossen Chironomiden des Wohlen-Stausees bei Bern, *Ch. nuditarsis* und *Ch. plumosus,* konnten auf dem See öfters in der Abenddämmerung beim Schlüpfen beobachtet werden. In den hier mitgeteilten Laborversuchen wird bei der einen Art die zeitliche Verteilung der Schlüpfhäufigkeiten unter bestimmten Licht- und Temperaturbedingungen untersucht. Ferner wird versucht, etwas über die biologische Bedeutung dieser besonderen Verhältnisse auszusagen.

---

[1] Mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

[2] Fräulein Veieli Siegfried und Fräulein Anna Maria Klötzli danken wir für ihre wertvolle Mitarbeit.

MATERIAL UND METHODE

Auf dem Wohlensee laichen die beiden grossen Arten *Ch. nuditarsis* und *Ch. plumosus* zu gleicher Zeit und an den gleichen Orten. Um ein einheitliches Material zu erhalten, wurden zunächst die nicht sicher zu unterscheidenden Weibchen beider Arten beim Laichflug abgefangen und die Gelege einzeln zur Aufzucht angesetzt. Die Artzugehörigkeit der grossen Larven konnte dann cytologisch bestimmt werden (vgl. KEYL 1961). Mehrere *Ch. nuditarsis*-Aufzuchten zusammen bildeten jeweils das Material für die Schlüpfversuche. Da die Art inversionspolymorph ist, sind in dem Versuchsmaterial mehrere Strukturtypen in nicht näher untersuchter Zusammensetzung vertreten.

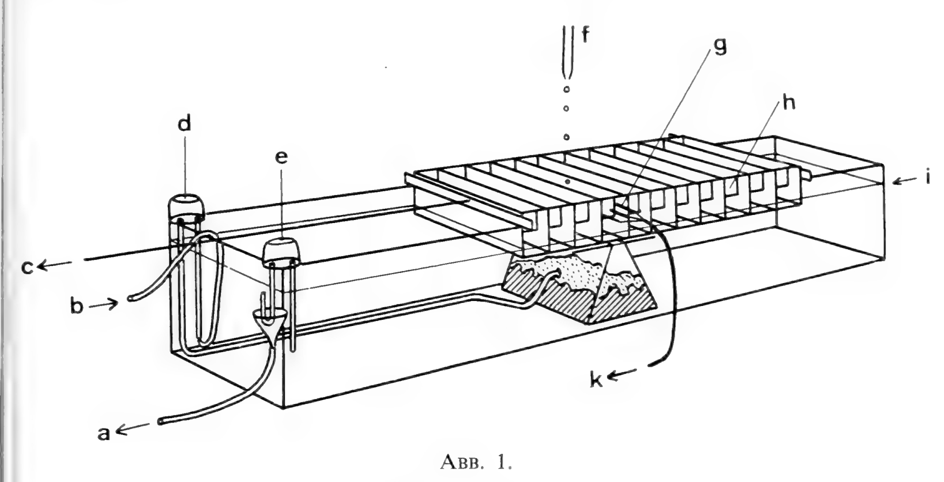


ABB. 1.

Schlüpfautomat.

a) Abfluss, b) Luft, c) Motor, d) Wasserumwälzung, e) Überlauf mit Luftsammler, f) Wasser, g) Schleifkontakte, h) Kontaktbleche, i) Wasserniveau, k) Relais.

Zur Untersuchung der Schlüpf-Aktivität diente ein Automat, in dem sich die während einer Stunde geschlüpften Mücken und deren Exuvien in einem bestimmten Fach ansammeln (Abb. 1 und 2). Die Puppen müssen beim Aufsteigen einen etwa 2 cm breiten Durchlass passieren, so dass sie die Oberfläche nur innerhalb eines bestimmten Faches des beweglichen Rechens erreichen können. Der Rechen wird jeweils nach einer Stunde um eine Position weiter gezogen.

Eine Umwälzpumpe versorgt die Larven und Puppen mit frischem Wasser, und eine Tropf-Vorrichtung verhindert die Bildung eines Bakterienfilms an der Oberfläche. Es hat sich nämlich gezeigt, dass der Schlüpfvorgang nur bei sauberer Oberfläche erfolgreich verläuft.

Für die Ermittlung der Schlüpf-Aktivität genügt es, die Exuvien zu zählen. Deren Geschlecht ist, genau wie bei den Puppen, an den Antennenscheiden leicht zu erkennen. Sollen trotzdem auch die Imagines gesammelt werden, braucht man nur die Fächer des Rechens mit kleinen Drahtgeflechtstücken abzudecken.

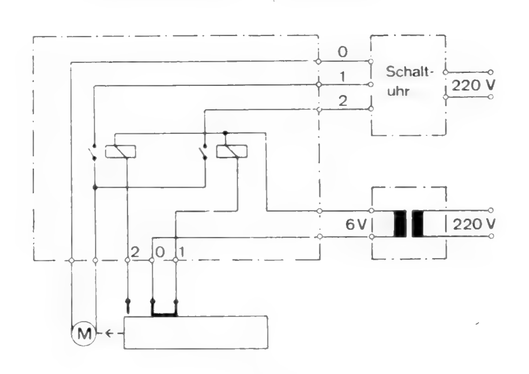


ABB. 2.
Schaltschema des Schlüpfautomaten.

Die folgenden Untersuchungen erstreckten sich jeweils über zwei bis drei Wochen. Wenn im Automaten ein grosser Teil der Tiere geschlüpft war, wurden wieder einige Dutzend Larven zugegeben. Da ein Vorversuch zur Vermutung geführt hatte, dass die Tiere mit einigen Tagen Verspätung auf veränderte Bedingungen reagieren können, wurden die als Nachschub bestimmten Larven schon vorher während ungefähr fünf Tagen den für das Experiment angegebenen Licht- und Temperaturbedingungen ausgesetzt. Manchmal schlüpften in dieser Angewöhnungsphase bereits einige Mücken. Da es sich dabei hauptsächlich um Männchen gehandelt haben muss (FISCHER, in Vorbereitung), kann bei dem erfassten Material ein Weibchen-Überschuss vorliegen. Aufgestiegene Puppen, die beim Schlüpfen scheiterten, wurden nicht berücksichtigt. Da diese zum Teil schon nach kurzer Zeit wieder absinken, hätten bei täglich zwei Kontrollen verschiedene Tageszeiten verschieden grosse Verluste erfahren können.

DAS SCHLÜPFVERHALTEN BEI DAUERLICHT

Abb. 3 zeigt, dass bei Dauerlicht zu jeder Tageszeit Puppen in vergleichbarer Häufigkeit aufsteigen. Die beobachteten Schwankungen können als Zufallsabwei-

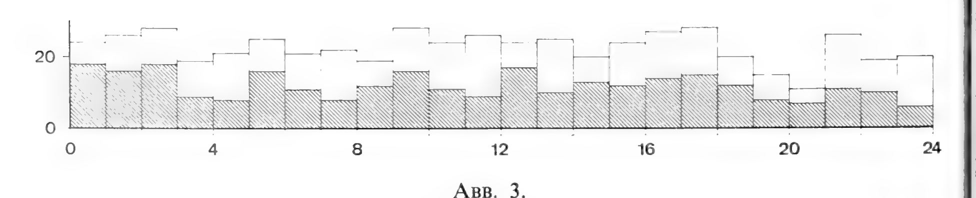


ABB. 3.
Schlüpfverhalten bei Dauerlicht (21° C).
Abszisse: Uhrzeit, Ordinate: Zahl der geschlüpften Mücken.
Dunkle Felder: Weibchen (total 287), helle Felder: Männchen (total 255).

chungen betrachtet werden. Die beiden Geschlechter zeigen keine Schlüpfkorrelation (Corner-Test), und in der zeitlichen Reihenfolge sind keine Gruppenbildungen nachweisbar (Run-Test und χ^2-Test).

Das Schlüpfverhalten bei Tag-Nacht-Rhythmus

Mittels einer Schaltuhr wurde ein 14-Stunden-Tag geboten, wobei aufeinanderfolgende Parallel-, Einzel- und Serieschaltung zweier Lampen eine zweistufige Dämmerung erzeugte. Da diese Schaltuhr mit derjenigen des Schlüpfautomaten nicht vollkommen synchronisiert werden konnte, wurden die Schaltphasen um 30 Minuten gegeneinander verschoben. In der Zuordnung der Lichtintensitäts-Änderungen zu bestimmten Fächern des Automaten besteht somit keine Unsicherheit.

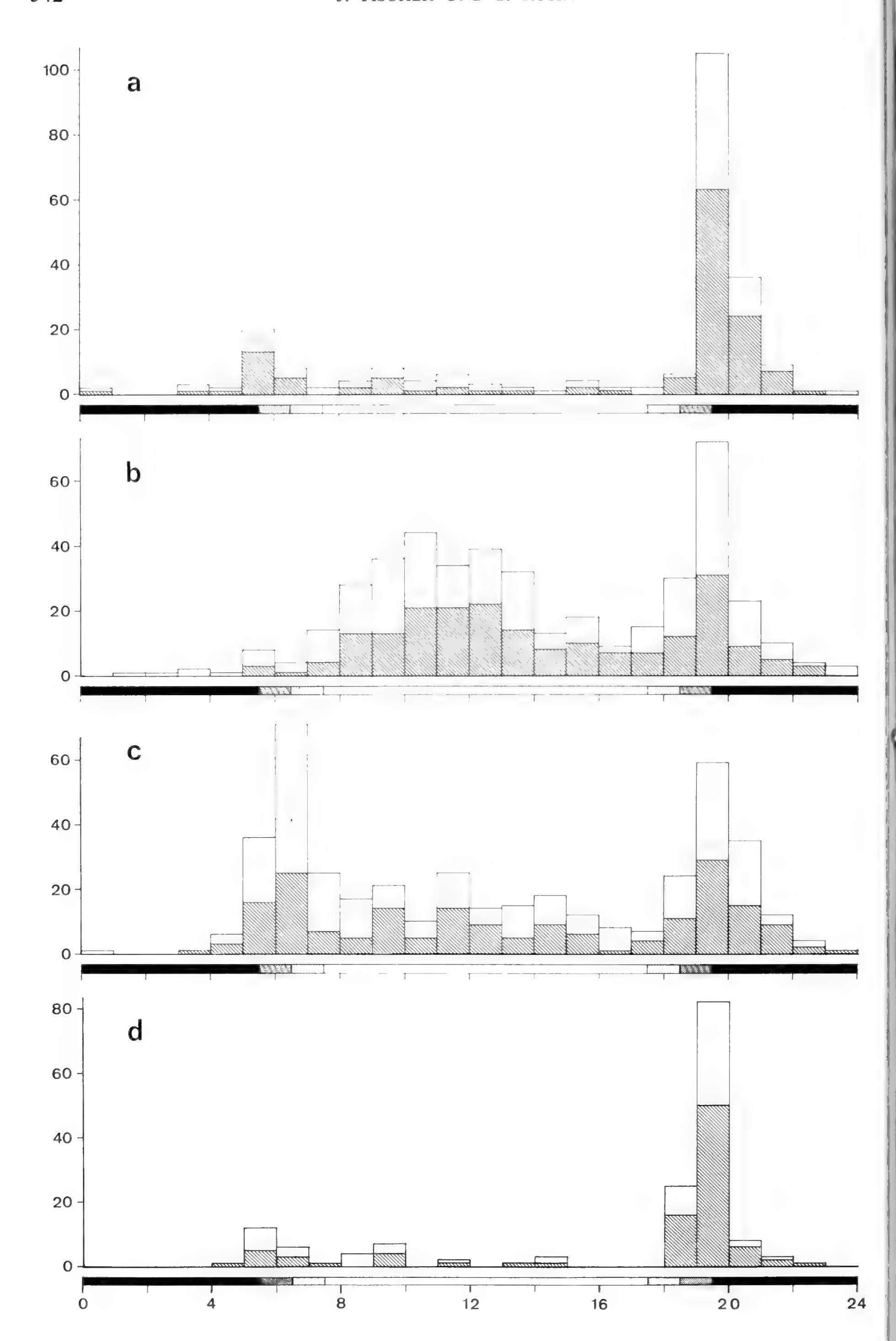
Zwei Versuche, der eine bei 18° C, der andere bei 13° C Wassertemperatur, ergaben ganz verschiedene Ergebnisse. Um einen Vergleich mit dem zeitlich viel früher liegenden ersten 18°-Versuch anstellen zu können, wurde im Anschluss an den zweiten Versuch die Wassertemperatur von 13° C auf 18° C erhöht. Der noch genügend grosse Larvenvorrat konnte weiter verwendet werden. Die Werte der Übergangszeit vom zweiten bis vierten Tag nach dem Temperatursprung sind gesondert zur Darstellung gebracht worden (Abb. 4 *c*).

18° C Wassertemperatur

Abb. 4 *a* zeigt, dass bei 18° C die grosse Mehrzahl der Mücken in der Abenddämmerung schlüpft, und zwar ist es offenbar der Wechsel von sehr schwachem Licht (7 Lux) zu völliger Dunkelheit, der die Aktivität auslöst. Von zwei Stunden nach Beginn der Dunkelheit an bis zur Morgendämmerung schlüpfen fast keine Mücken. Am Morgen scheint wiederum der Wechsel zwischen den Helligkeitsstufen 0 und 7 Lux zum Aufsteigen anzuregen, wogegen dem Wechsel zwischen 7 und 30 Lux wohl keine grosse Bedeutung zukommt. Die zwischen 6 und 7 Uhr geschlüpften Tiere könnten, genau wie die zwischen 20 und 22 Uhr geschlüpften, einfach mit etwas Verspätung auf den entscheidenden Helligkeitswechsel reagiert haben. Tagsüber schlüpfen nur wenige Mücken. Immerhin ist am Vormittag ein bescheidenes Nebenmaximum zu erkennen.

13° C Wassertemperatur

Aus Abb. 4 *b* geht hervor, dass man bei 13° C ein ganz anderes Schlüpf-Diagramm erhält. Eine Aktivitätsspitze in der Morgendämmerung fehlt fast vollständig. Dagegen hat das breit streuende, bei 18° C nur schwach erkennbare Vormittagsmaximum an Bedeutung sehr stark zugenommen. Da diese Zunahme hauptsächlich auf Kosten der abendlichen Aktivitätsspitze geht, ist die Periode


a
b
c
d
0
4
8
12
16
20
24

von 7 bis 14 Uhr zum wichtigsten Schlüpfintervall aufgerückt. In den Morgenstunden sind mehr Männchen als Weibchen geschlüpft, am Nachmittag überwiegen dagegen eher die Weibchen.

Wechsel von 13° C auf 18° C

Die für den 13° C-Versuch verwendete Larvenpopulation zeigt bei 18° C die schon früher ermittelte Schlüpfverteilung (Abb. 4 *d*). In der Übergangsphase (Abb. 4 *c*) ist ein Ausweichen der Vormittagsmücken auf die Morgendämmerung festzustellen, die bei länger dauernder Temperatur von 18° C wieder nur von einem kleinen Teil der Population zum Schlüpfen benützt wird.

Diskussion

„Innere Uhr“

Wie einleitend erwähnt, haben verschiedene Untersuchungen gezeigt, dass bei den Chironomiden die Schlüpf-Aktivität tagesperiodischen Schwankungen unterliegt. Für die Auslösung der Aktivität ist sowohl eine exogene als auch eine endogene Komponente (innere Uhr) verantwortlich zu machen (Remmert 1962). Nach Remmert läuft die innere Uhr vom Ei bis zum Tod der Imago gleichmässig durch. Exogene Zeitgeber bewirken, dass sie mit dem Tagesrhythmus synchronisiert wird. Die Synchronisation kann beim Wegfall des Zeitgebers mehr oder weniger lang Bestand haben.

Bei *Ch. nuditarsis* wurde im Dauerlichtversuch ein aperiodisches Schlüpfen ermittelt. Da die Larven während der ganzen Entwicklung bis ins vierte Stadium hinein einem Tag-Nacht-Rhythmus ausgesetzt waren, zeigt unser Ergebnis, dass die Synchronisation beim Wegfall des Zeitgebers schon nach wenigen Tagen verloren geht, und da es sich beim Schlüpfen um ein einmaliges Ereignis handelt, geht für die Gesamtpopulation jeglicher Rhythmus verloren. Eine weitere Information über das Zusammenspiel von exogenen und endogenen Faktoren konnte durch den erwähnten Temperaturwechsel von 13° C auf 18° C gewonnen werden.

Vergleicht man Abb. 4 *c* mit dem Ergebnis des 13°-Versuches (Abb. 4 *b*), so erhält man den Eindruck, dass die für das Aufsteigen am Vormittag determinierten Puppen in die Morgendämmerung ausgewichen sind. Vom siebenten Tag an nach dem Wechsel (Abb. 4 *d*) schlüpften die meisten Tiere in der Abenddämmerung, wie dies für den 18° C-Versuch charakteristisch war. Die Determination müsste demnach sieben Tage vor dem Schlüpfen, also in der Vorpuppe, erfolgen. Die auf Seite 540 beschriebene Angewöhnungsphase war also vielleicht in einigen Fällen zu kurz, so dass das kleine Vormittagsmaximum beim 18° C-Versuch möglicherweise von Larven stammt, die schon bei der tiefen Temperatur der Reservezuchten zum Vormittagsschlüpfen determiniert worden waren.

Abb. 4.

Schlüpfverhalten bei Tag-Nacht-Rhythmus. Gleiche Darstellungsart wie in Abb. 3. a) Wassertemperatur 18° C, Summe von 14 Tagen, total 231 Mücken. b) Wassertemperatur 13° C, Summe von 14 Tagen, total 441 Mücken. c) Wassertemperatur 18° C, 1—3. Tag nach Wechsel von 13° C auf 18° C, total 422 Mücken. d) Wassertemperatur 18° C, 7—9. Tag nach Wechsel von 13° C auf 18° C, total 156 Mücken. Darunter Helligkeitsstufen: schwarz: Nacht, dunkel schraffiert: 7 Lux, punktiert: 30 Lux, weiss: 125 Lux.

Die drei Diagramme *b*, *c* und *d* von Abb. 4 wurden am gleichen Material gewonnen. Die Unterschiede im Schlüpfverhalten können daher nicht mit genetischen Differenzen der Tiere erklärt werden. In Anlehnung an das Modell von Bünning (1958, S. 88) und die von Remmert (1962) vorgeschlagenen Erweiterungen nehmen wir an, dass bei *Ch. nuditarsis* bei jedem Individuum an der inneren Schaltuhr mehrere Positionen für den Reiter, der die Schlüpf-Aktivität auslöst, existieren. Je nach Temperatur wird dann die Fixierung auf der einen oder anderen Position wahrscheinlicher.

Biologische Bedeutung des Schlüpfrhythmus

Beim Versuch, die hier festgestellte komplizierte Schlüpfrhythmik von *Ch. nuditarsis* in einen Zusammenhang mit der Ökologie der Mücke zu bringen, soll zunächst die auffällige Dämmerungsaktivität betrachtet werden, die bei einer Wassertemperatur von ca. 18° C zu beobachten ist, d.h. den Verhältnissen im Wohlensee in den Sommermonaten entspricht (Abb. 5).

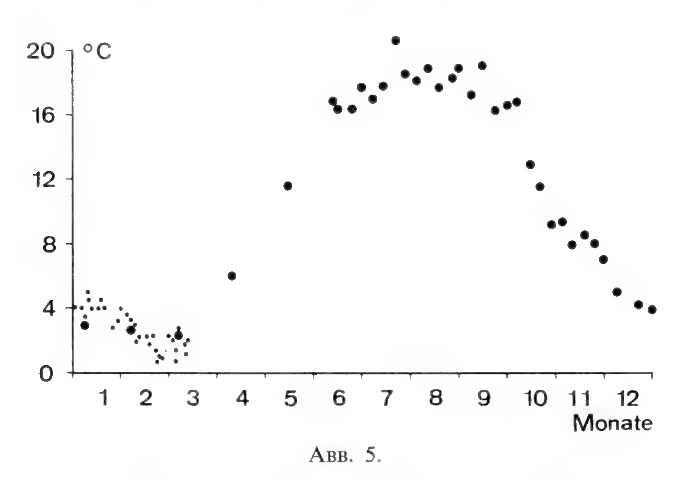


Abb. 5.

Temperaturverlauf des Aarewassers bei Aarberg.
Grosse Punkte: Messungen 1964, kleine Punkte: Messungen 1965.
Die Unterlagen wurden uns von den Bernischen Kraftwerken zur Verfügung gestellt.

Zum voraus sei erwähnt, dass die Dämmerung nicht nur die bevorzugte Schlüpfzeit ist, sondern dass die grossen Chironomiden des Wohlensees auch in der Dämmerung schwärmen, und dass die Weibchen in der Dämmerung ihren schwerfälligen Laichflug über dem Wasser ausführen, bei dem sie den Laich auf der Wasseroberfläche absetzen. Schwärmen und Laichflug sind sowohl in der Abend- als auch in der Morgendämmerung zu beobachten.

Sitzt man im Sommer vor Sonnenuntergang im Boot, so wird deutlich, dass die wenigen schon früh schlüpfenden und laichenden Mücken durch optisch

jagende Feinde stark dezimiert werden. Ufer-, Rauch- und Mehlschwalben streichen zeitweise in grösserer Zahl über das Wasser, und viele Fische können immer wieder beim Schnappen an der Wasseroberfläche beobachtet werden. Tags aufsteigende Puppen, schlüpfende und laichende Imagines sind offensichtlich einer starken Selektionswirkung durch Fische und Vögel ausgesetzt. Weniger klar tritt eine negative Bedeutung der völligen Dunkelheit hervor. Immerhin ist zu erwähnen, dass für die Schwarmbildung optische Geländemarken eine bedeutende Rolle spielen (SYRJÄMÄKI 1964 und eigene Beobachtungen an *Ch. plumosus*), und dass die frisch geschlüpften Abend-Mücken das Ufer aufsuchen, im Ufergebüsch sitzen und frühestens am nächsten Tag schwärmen. Es ist also durchaus möglich, dass eine optische Orientierung für unsere grossen Chironomusarten eine Rolle spielt, und dass damit im Sommer die Dämmerung als günstigste Aktivitätszeit zu bezeichnen ist.

Das Ausmass der Selektionswirkung durch Fische mag folgender Laborversuch illustrieren:

Zwei 60 Liter-Aquarien wurden folgendermassen ausgestattet (Abb. 6): Am Boden befindet sich eine Schlammschicht mit alten Larven.

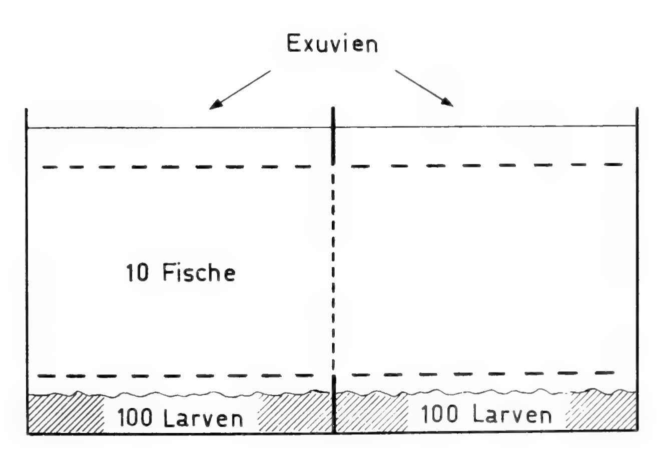


ABB. 6.

Selektionsversuch mit Fischen.

Einige Zentimeter über dem Boden, sowie einige Zentimeter unter der Wasseroberfläche, ist je ein grobmaschiges Netz angebracht. Die Fische (grosse Exemplare von Elritzen, *Phoxinus laevis*) können also nur auf die aufsteigenden Puppen Jagd machen. In jedem Aquarium wird mittels einer Gaze-Trennwand ein Versuchs- und ein Kontrollabteil geschaffen. Das eine Aquarium wurde im Raum mit dem 14-Stunden-Tag aufgestellt, das andere in einem Raum mit Dauerlicht. Die Wassertemperatur betrug in beiden Fällen 19° C.

Die abgesammelten Exuvien verteilen sich wie folgt auf die vier Felder:

	Kontrolle	Versuch
Tag-Nacht	86	81
Dauerlicht	97	3

Während bei Tag-Nacht-Rhythmus die meisten Mücken schlüpfen konnten, wurden bei Dauerlicht fast alle Puppen von den Fischen gefressen. Die am Tag aufsteigenden Puppen haben also eine geringere Überlebens-Wahrscheinlichkeit als diejenigen, die in der Dunkelheit aktiv werden.

Als weitere aktivitätsbegrenzende Komponente ist nun die Temperatur zu betrachten:

Die tiefste Lufttemperatur, bei der *Ch. nuditarsis* noch auf einem Laichflug beobachtet werden konnte, war 8,5° C. Im Frühjahr und im Herbst wird diese Temperatur während längerer Zeit tagsüber häufig überschritten, während es zur Zeit der Dämmerung schon kälter ist. In dieser Jahreszeit können also nur noch tags schlüpfende Mücken überhaupt vom Wasser wegfliegen, und nur tagaktive Mücken haben noch Gelegenheit, sich fortzupflanzen. Dazu kommt, dass der Selektionsdruck durch die tagaktiven Feinde im Frühjahr und Herbst vermindert ist. Die Schwalben sind noch nicht in grosser Zahl da, oder sind schon weggezogen, und die Fische sind bei den tieferen Wassertemperaturen wohl weniger aktiv. Der temperaturbedingte Umschlag zur Tagaktivität im Schlüpf- und Laichverhalten gibt unsern Chironomiden also die Möglichkeit, die Fortflanzungsperiode beträchtlich zu erweitern. Diese erstreckt sich durchgehend von Ende April bis Ende Oktober. (Extremwerte beobachteter Laichflüge von *Ch. nuditarsis:* 10. April 1964, 20. Nov. 1964.)

Dem in Abb. 5 dargestellten Temperaturverlauf des Aarewassers bei Aarberg, 12 km unterhalb des Wohlensees, ist zu entnehmen, dass bis Anfang Juni und ab Ende September die Temperatur tiefer liegt als 13° C, die Mai- und Oktobermücken also wohl meist tags schlüpfen.

Vergleich mit anderen Arten

In der vorliegenden Arbeit wurde gezeigt, dass man bei *Ch. nuditarsis* je nach Temperatur ganz verschiedene Schlüpf-Diagramme erhält. Ein ähnliches Verhalten wird von REMMERT (1962, S. 4) bei Libellen vermutet, die nach noch zu bestätigenden Beobachtungen bei hoher Temperatur abends, bei niedriger morgens schlüpfen. Für Chironomiden hat PALMÉN (1955) bei mehreren Arten aber gerade das Gegenteil festgestellt, nämlich ein Schlüpfverhalten, das von der Temperatur nicht abhängt. Die bei seinen Freilandversuchen gemessenen Temperaturen lagen dabei zum Teil weiter auseinander als unsere Versuchstemperaturen. Diese Unterschiede des Schlüpfverhaltens stehen möglicherweise mit anderen ökologischen Differenzen im Zusammenhang. Es wurde bereits erwähnt,

dass bei der Wohlensee-Population die Fortpflanzungsperiode ununterbrochen vom Frühjahr bis in den Spätherbst andauert. Im Gegensatz dazu bringen die von Palmén untersuchten Arten in der Regel nur zwei Generationen hervor, wobei die ersten Imagines zum Beispiel im Juni, die zweiten im August in Erscheinung treten können. Die potentielle Tagesaktivität, die wir bei unserer Population als Anpassung an Frühjahrs- und Herbstbedingungen interpretiert haben, wäre bei diesen Arten also völlig bedeutungslos, da im Frühjahr und Herbst ohnehin nur Larven vorkommen. Es ist denkbar, dass Arten mit temperaturunabhängigem Schlüpfverhalten zu einer Diapause befähigt sind, während Diapausemangel mit einer temperaturabhängigen Schlüpf-Aktivität korreliert sein könnte. Dass die Taglänge für den Metamorphosebeginn bedeutungsvoll sein kann, konnte von Englemann und Shappirio (1965) bei *Camptochironomus tentans* und von Koskinen (1968) bei *Ch. salinarius* gezeigt werden.

Schlüpf-Diagramme verschiedener Arten können nur dann direkt verglichen werden, wenn feststeht, dass es sich um Arten mit temperaturunabhängigem Schlüpfverhalten handelt. Die von Remmert (1962, S. 15) zusammengestellte Entwicklungsreihe von nachts schlüpfenden Chironomus-Arten mit einfachem Maximum zu solchen mit zweigipfligen Schlüpfkurven und schliesslich zur rein tagschlüpfenden Art könnte auf Grund unserer Ergebnisse je nach Temperaturbedingungen eventuell mit ein und derselben Art aufgestellt werden. Aber auch bei einem Vergleich von sicher temperaturunabhängigen Arten ist Vorsicht geboten. Es ist zu bedenken, dass der nordische Sommertag länger ist als der mitteleuropäische, und dass sich die Dämmerung langsamer vollzieht. Das kann bei einer weitverbreiteten Art in der gleichen Jahreszeit zu bedeutenden Unterschieden führen. Stundenangaben für die Schlüpfzeiten reichen für den Vergleich nicht aus; Licht- und Temperaturverhältnisse sind ausschlaggebend. Interessant dürften auch Arten sein, die unter ganz verschiedenen ökologischen Bedingungen vorkommen. *Ch. plumosus* kommt zum Beispiel im Wohlen-Stausee vor und zeigt hier (wie *Ch. nuditarsis*) keine festgelegte Generationenzahl. Die gleiche Art kommt aber auch in grossen und tiefen Seen vor, wo möglicherweise ein festgelegter Jahresrhythmus existiert. Strenzke (1959) hat diese Art aus dem grossen Plöner See beschrieben und eine eventuelle Varietät oder Unterart davon aus einem Tümpel. Dass es sich dabei um Geschwisterarten handeln könnte, steht allerdings noch zur Diskussion (Palmén und Aho 1966). Falls es verschiedene ökologische Rassen sind, könnte *Ch. plumosus* in bezug auf die Frage der Temperaturunabhängigkeit des Schlüpfverhaltens neue Informationen liefern.

Zusammenfassung

Bei *Chironomus nuditarsis* Str. werden für das Schlüpfen der Imagines drei Tageszeiten bevorzugt. Je ein scharf begrenztes Maximum der Schlüpfverteilung

liegt in der Morgen- und Abenddämmerung, während ein sehr breiter Gipfel in den späten Vormittag fällt. Die relative Höhe der drei Maxima hängt von der Temperatur ab. Bei 18° C Wassertemperatur tritt hauptsächlich das Abendmaximum, bei 13° C jedoch das Vormittagsmaximum hervor. — Die ökologische Bedeutung der Dämmerungsaktivität im Sommer und des Wechsels zur Tagaktivität bei kälterem Wasser wird diskutiert.

Résumé

L'éclosion de l'imago de *Chironomus nuditarsis* Str. se produit de préférence à trois différentes heures du jour. Deux maxima bien délimités des éclosions se situent, l'un à l'aube et l'autre au crépuscule. Le troisième maximum, plus étendu, se trouve vers la fin de la matinée. L'importance relative des maxima dépend de la température. Lorsque la température de l'eau est de 18° C, le maximum du soir prédomine; à 13° C par contre c'est celui de la matinée. Les auteurs discutent du rôle écologique de l'activité crépusculaire estivale, qui devient diurne par température plus froide.

Summary

In *Chironomus nuditarsis* Str. the distribution of the diurnal periodicity of pupal emergence depends on water temperature. At 18° C an impressive peak of pupal emergence is observed after the onset of darkness, whereas at 13° C the morning maximum is predominant. — The ecological significance of twilight emergence at summer temperature and the change to morning emergence in colder water is discussed.

LITERATUR

BÜNNING, E. 1958. *Die physiologische Uhr.* Springer Berlin.

ENGLEMANN, W. and D. G. SHAPPIRIO. 1965. *Photoperiodic control of the maintenance and termination of larval diapause in Chironomus tentans.* Nature 207: 548-549.

KEYL, H.-G. 1961. *Die cytologische Diagnostik der Chironomiden. III.* Arch. Hydrobiol. 58: 1-6.

KOSKINEN, R. 1968. *Seasonal and diel emergence of Chironomus salinarius Kieff. (Dipt., Chironomidae) near Bergen, Western Norway.* Ann. Zool. Fenn. 5: 65-70.

PALMÉN, E. 1955. *Diel periodicity of pupal emergence in natural population of some chironomids (Diptera).* Ann. Zool. Soc. Vanamo 17. 3: 1-30.

— and L. AHO. 1966. *Studies on the ecology and phenology of the Chironomidae of the Northern Baltic. 2.* Ann. Zool. Fenn. 3: 217-244.

PHILIPP, P. 1938. *Experimentelle Studien zur Ökologie von Chironomus thummi Kieffer.* Zool. Anz. 122: 237-245.

REMMERT, H. 1962. *Der Schlüpfrhythmus der Insekten.* Steiner Wiesbaden.
STRENZKE, K. 1959. *Revision der Gattung Chironomus. I. Die Imagines von 15 norddeutschen Arten und Unterarten.* Arch. Hydrobiol. 56: 1-42.
— 1960. *Die systematische und ökologische Differenzierung der Gattung Chironomus.* Ann. Ent. Fenn. 26: 111-138.
SYRJÄMÄKI, J. 1964. *Swarming and mating behaviour of Allochironomus crassiforceps Kieff.* Ann. Zool. Fenn. 1: 125-145.

N° 23. **Peter Gygax.** — Die Entwicklung der Giftdrüse bei *Natrix tessellata.* (Mit 6 Textabbildungen.)

Schweizerisches Tropeninstitut Basel

Obschon sich die Biologen und Biochemiker immer wieder mit dem Problem der Giftschlangen und Schlangengifte beschäftigt haben, existieren nur einige wenige Arbeiten, die sich mit der Embryonalentwicklung der Giftdrüse abgeben (MARTIN, KOCHVA / Siehe auch Literaturverzeichnis).

Den harmlosen aglyphen Schlangen wurde praktisch keine Beachtung geschenkt, da sie keine voll ausgebildeten Giftdrüsen besitzen. DUVERNOY beschrieb als erster die dem Oberkiefer entlangziehende Speicheldrüse. LEYDIG untersuchte im Jahre 1873 die Kopfdrüsen der aglyphen Schlangen und kam dabei zum Schluss, dass einige Arten zusammengesetzt gebaute Oberlippendrüsen besässen: Der Oberlippendrüsenkomplex zerfällt in eine rein muköse Supralabialdrüse, die mit vielen Gängen neben dem Oberkiefer mündet, und in eine gemischt mukös-seröse Giftdrüse. Diese Giftdrüse (Synonyma: Glande parotide/ Glandula suspecta/ Parotid gland/ Duvernoy's gland) ist dadurch gekennzeichnet, dass sie mit einem einzigen Ausführungsgang an einem der hinteren Oberkieferzähne ausmündet.

MATERIAL UND METHODEN

Die in weiten Teilen Europas beheimatete Würfelnatter lässt sich auch in Gefangenschaft leicht zur Fortpflanzung bringen. Dabei gilt es lediglich zu beachten, dass diese Schlangen an das Leben im Wasser gebunden sind. Entsprechend ihrer Lebensweise bevorzugt diese Art als Nahrung vor allem Fische. In unserem Terrarium, das speziell für die Ringel- und Würfelnatternzucht hergerichtet wurde, konnte ich jeweils in den ersten zwei Maiwochen häufige Paarungsversuche beobachten. Die Eiablage erfolgt gewöhnlich gegen Mitte oder Ende Juni.

Die Eier werden in Form von kompakten Eipaketen abgelegt. Durch Standardisierung der Brutbedingungen — als optimale Bedingungen konnte ich eine gleichmässige Temperatur von 28° Celsius und eine Feuchtigkeit von 85% ermitteln — wurde die Zeitspanne zwischen Eiablage und Schlüpfen der Tiere auf 36—37 Tage festgelegt. Die von manchen Autoren zur Charakterisierung des Entwicklungsstadiums benutzte Körperlänge ist unmittelbar von der im Ei vorhandenen Dottermenge abhängig. Diese Grösse stellt wegen ihres starken Variierens keinen absolut gültigen Wert dar. Die Zeitspanne zwischen Eiablage und Fixierung des Embryonen kennzeichnet das Entwicklungsstadium weit besser. Ich stützte mich deshalb in dieser Arbeit auf diese Angaben.

Resultate

Stadium 1 (Ein Tag nach der Eiablage fixiert)

Das Schmelzorgan des Eizahns ist vorhanden. In der Mesenchymverdichtung über der Eizahnanlage bilden sich die ersten Knochenbälkchen des Prämaxillares.

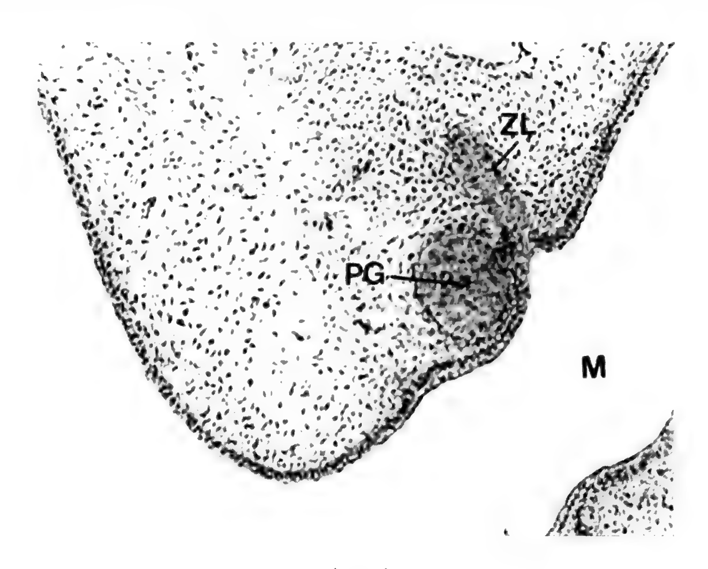


Abb. 1.

Stadium 1, 1 Tag (quer)
Im Winkel zwischen der Zahnleiste und der Mundschleimhaut entsteht das Primordium der Giftdrüse.

Palatinum, Pterygoid und Transversum (Ectopterygoid) differenzieren sich in Form von feinen Knochenplättchen im Bereich des Mundhöhlendaches. Das Maxillare fehlt bei diesem Stadium noch. Es findet sich lediglich eine Mesen-

chymverdichtung über der lateralen Zahnleiste. Dem Meckelschen Knorpel lagert sich an der Basis eine feine Knochenschale an. Das Jacobsonsche Organ ist durch einen schmalen Epithelsaum mit dem Munddach verbunden.

Entwicklungsstand der Giftdrüse

Vom Mundhöhlendach des Embryos senken sich insgesamt vier Zahnleisten ins Mesenchym ein. In den Schmelzorganen der lateralen Leisten werden sich später die Zähne des Oberkiefers differenzieren. Die medialen Zahnleisten gehören zum Palatinum und Pterygoid.

Ein Tag nach der Eiablage findet man am caudalen Ende der lateralen Zahnleisten eine Epithelknospung. Die kugelige Giftdrüsenanlage (Durchmesser 0,1 mm) entsteht an der Aussenseite der Zahnleistenbasis (Abbildung 1).

Stadium 2 (13 Tage nach der Eiablage)

Die oben schon erwähnten Elemente des Oberkiefer-Gaumen-Apparats werden durch das Erscheinen der Maxillare vervollständigt. An den Zahnleisten treten die Schmelzorgane in Form von deutlich abgegrenzten Epithelwucherun-

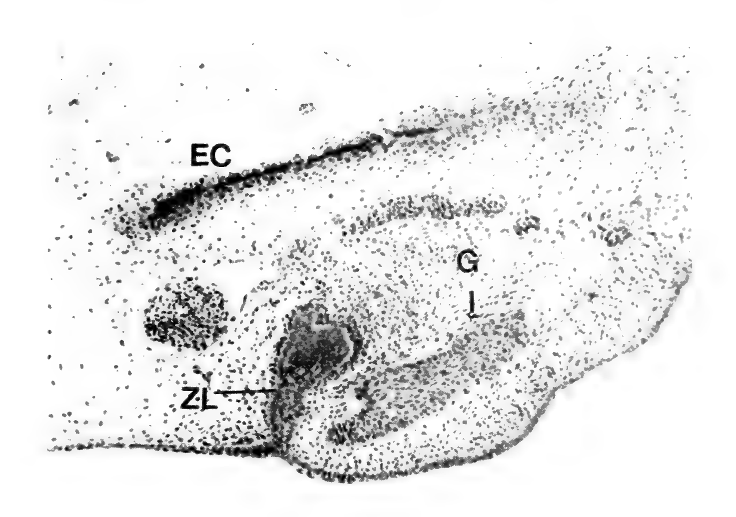


ABB. 2.

Stadium 2, 13 Tage (quer)
Die Giftdrüsenanlage dringt als massives Epithelrohr ins umliegende Mesenchym ein.

gen auf. Die ersten Elemente der Gehirnkapsel differenzieren sich: Die paarig angelegten Parietalia und Frontalia umfangen das Gehirn als feine Knochenlamellen. In der Ethmoidalregion finden wir zwei Vomeres und die beiden Septo-

maxillare. Die vier Deckknochen lagern sich dem Jacobsonschen Organ lose an. Die Hypophysenanlage hat ihre Verbindung zum Munddach verloren.

Entwicklungsstand der Giftdrüse

Das Primordium der Giftdrüse dringt als Epithelstrang ins Mesenchym der Oberlippenregion vor. Ausgehend von der Zahnleiste, mit der sie nur noch durch eine schmale Zellbrücke verbunden ist, zieht die Drüsenanlage in ihrem vorderen Teil schräg in die Tiefe (Abbildung 2). Der knöcherne Balken des Transversums, der in dieser Region weit gegen die Aussenseite vordringt, beeinflusst den Verlauf des Epithelrohrs äusserst stark. Der Epithelstrang entwickelt sich längs des Lippenrandes schräg aufwärts, dann nach hinten gegen den Mundwinkel. Die Drüsenanlage endet auf der Höhe der knorpeligen Ohrkapsel.

Im mittleren Teil des Epithelstrangs kann eine Umstellung in der Zellanordnung festgestellt werden. Es treten regelmässig angeordnete Lücken im Zellverband auf, welche den Strang in einen massiven Zentralbezirk und einen Epithelmantel sondern. Das Mesenchym im umliegenden Drüsenbereich zeichnet sich durch seinen Zellreichtum besonders aus.

Stadium 3 (21 Tage nach der Eiablage)

Bei diesem Embryonalstadium sind sämtliche Knochenelemente des Schädels vorhanden. Die Nasalia erstrecken sich tief in den Raum zwischen den beiden Nasenkapseln. Die Vomeres und Septomaxillaria bilden eine feste Kapsel um das Jacobsonsche Organ. Die Präfrontalia, Frontalia und Postfrontalia sind vorhanden. Das Parasphenoid differenziert sich zwischen den Trabeculae cranii. Die Frontalia und Parietalia umschliessen die Hirnbasis. Eine knöcherne Schädeldecke fehlt jedoch. Die Anlagen der Infra- und Supralabialdrüsen dringen als massive, gabelig verzweigte Epithelstränge ins Mesenchym ein. Die Schmelzorgane haben sich weitgehend umgebildet und werden funktionsfähig.

Entwicklungsstand der Giftdrüse

Die äussere Gestalt einer Drüse wird durch den freien, ihr zur Verfügung stehenden Raum festgelegt. Die Giftdrüse berührt seitlich aussen die Haut der Lippenregion. Die gut entwickelten Kieferadduktoren, hier sind besonders der Musculus adductor externus superficialis und der Musculus pseudotemporalis zu erwähnen, bilden die innere Barriere für die Giftdrüsenanlage. Die Wachstumsrichtung der Giftdrüse wird dadurch unmittelbar beeinflusst.

Das Stadium 2 war noch durch ein einfaches Epithelrohr gekennzeichnet. Auf der gesamten Länge des Epithelrohrs werden in radiärer Richtung Knospen vorgetrieben, welche in das umgebende Mesenchym einwachsen. Die unter Bevorzugung der dorso-ventralen Richtung auswachsenden Epithelsprossungen gabeln

sich von der Achse an dichotom auf. Auch vom caudalen Ende der Achse ziehen Epithelknospungen in die Tiefe. Sie sind weit weniger verzweigt und bauen bei der adulten Schlange einen besonders hochentwickelten, rein serösen Bezirk auf. Die Sprossachse wurde durch Zerfall der zentralen Zellen zum Hohlrohr umgebaut: Sie wird dadurch zum Ausführungsgang bestimmt, der den gesamten Drüsenkomplex als zentrales Hohlrohr durchzieht.

Stadium 4 (26 Tage nach der Eiablage)

Die knöcherne Schädelkapsel verfestigt sich. Das Hirndach ist immer noch weitgehend ohne Knochendecke. Der Meckelsche Knorpel wird von kräftigen Knochenmanschetten umschlossen. In den Ausführungsgängen der Infra- und Supralabialdrüsen bilden sich Hohlräume. Die basalen Schmelzglocken der Zahnleiste verfügen über fertig ausgebildete Zähne.

Entwicklungsstand der Giftdrüse

Das Stadium 4 unterscheidet sich vom Stadium 3 vor allem durch ein starkes Volumenwachstum des Drüsenkörpers. Die vom zentralen Drüsenstamm aus-

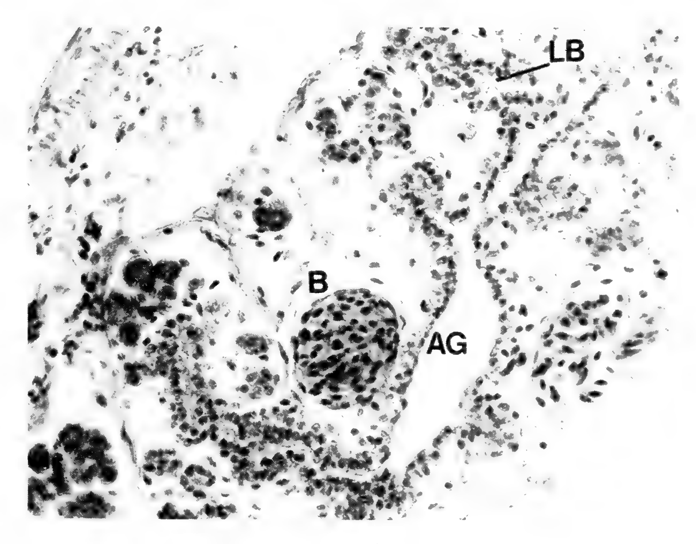


ABB. 3.
Stadium 4, 26 Tage (quer)
In den Epithelsprossungen beginnt die Ausbildung des Drüsenlumens.

gehenden, dichotom verzweigten Epithelsprossungen wachsen vermehrt in die Länge. Sie bohren sich unter ständigem Ändern der Wachstumsrichtung ins Mesenchym. Auf diese Weise entstehen die für die aglyphen Schlangen typischen, knäuelartigen Drüsenläppchen. Präkollagene Bindegewebsfasern umspinnen den

Drüsenkörper und bilden eine feine Kapsel. Von der Peripherie her dringen vereinzelt bindegewebige Septen ins Innere vor. Der Ausführungsgang wird von Blutgefässen begleitet, welche in die Tiefe der Drüsenanlage vorstossen (Abbildung 3).

Stadium 5 (31 Tage nach der Eiablage)

Die knöchernen Elemente des Schlangenschädels haben sich stark verfestigt. Dieser Vorgang betrifft besonders auch den Oberkiefer-Gaumen-Apparat. Die Hirnkapsel hat sich bis auf eine Lücke in der Temporalregion vollständig geschlossen.

Entwicklungsstand der Giftdrüse

Vom Ausführungsgang ausgehend beginnt der Zerfall der zentralständigen Zellen in den Epithelsprossungen. Damit entsteht nun die primäre Tubuluslichtung. Die Drüsenkapsel ist durch kräftige kollagene Bindegewebsfasern verstärkt worden. Im interlobulären Raum differenziert sich ein feines Maschenwerk von Bindegewebsfasern, welche die Tubuli umhüllen. Der Ausführungsgang der Drüse hat sich zu einem weiten, sackartigen Gebilde umgeformt (Abbildung 4).

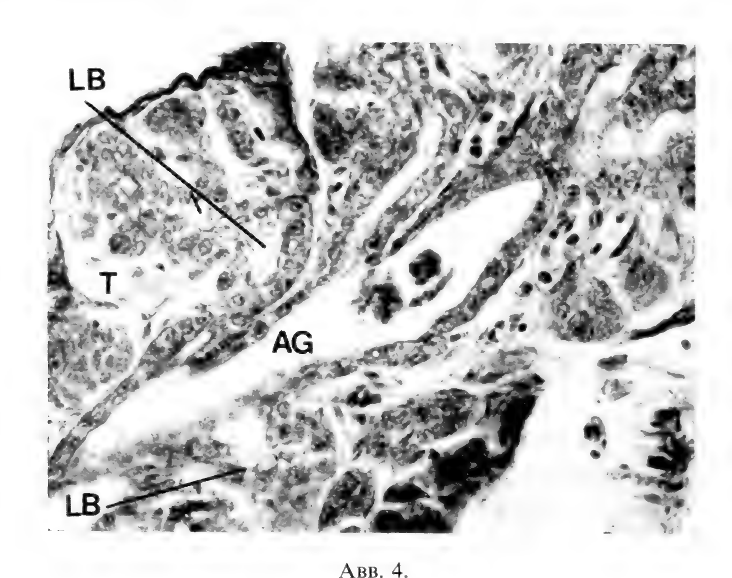


Abb. 4.

Stadium 5, 31 Tage (quer)

Querschnitt durch die Giftdrüse, die Entstehung eines Drüsenläppchens zeigend.

Stadium 6 (35 Tage nach der Eiablage)

Dieser Embryo, der unmittelbar vor dem Schlüpfen steht, ist vollständig ausgebildet. Um die Basis des Ausführungsganges bildet das Epithel der Mund-

schleimhaut zusammen mit dem umliegenden Bindegewebe eine Zahntasche, in die der erste Zahn durchbrechen wird.

Das Epithel der Drüsentubuli ist in allen Teilen des Drüsenkörpers einschichtig geworden. PAS — positive Substanzen, die bei adulten Schlangen im Ausführungsgang und in den vorderen Drüsenläppchen stets anzutreffen sind, können nirgends nachgewiesen werden. In den Epithelzellen finden wir reichlich Sekretgranula. In den peripheren Tubuliteilen rücken die Kerne gegen die Zellbasis und werden pyknotisch. Das freie Drüsenlumen ist kaum mehr zu erkennen (Abbildung 5).

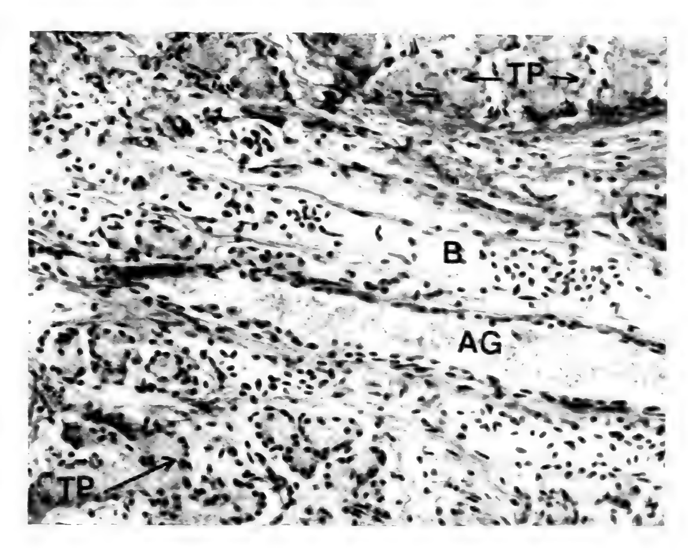


ABB. 5.

Stadium 6, 35 Tage (längs)
Längsschnitt durch die sekretbereitende Drüse.
In verschiedenen Tubuli findet man pyknotische Kerne.

Stadium 7 (36 Tage nach der Eiablage)

Der Kernzerfall des Drüsenepithels hat nun auch auf die distalen Anteile des Ausführungsgangs übergegriffen. Die Ganglichtung ist dicht mit Sekret gefüllt, in dem vereinzelt auch noch Kernbruchstücke nachgewiesen werden können. Das Sekret der Drüse füllt die Mundhöhle und vermischt sich dort mit demjenigen der ebenfalls sezernierenden Glandula supralabialis.

Stadium 8 (37 Tage nach der Eiablage / Frisch geschlüpftes Jungtier)

Die Verknüpfung der Drüsenanlage mit der Zahnleistenbasis führt automatisch dazu, dass sich das Sekret der Giftdrüse in die Zahntasche ergiesst und dabei

die Oberfläche des durchgebrochenen Kegelzahnes benetzt. Von dem ursprünglich geschlossenen Epithelverband ist nun nichts mehr zu erkennen. Das Drüsenepithel hat sich bei der Sekretbereitung vollständig erschöpft (Abbildung 6).

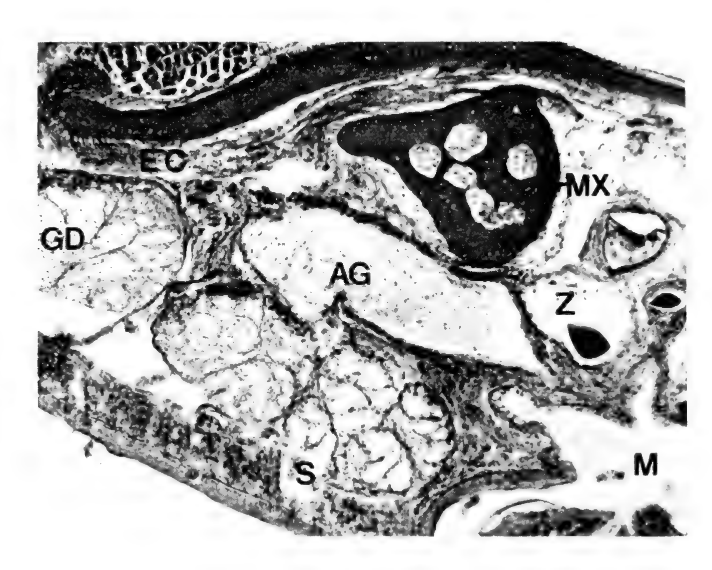


Abb. 6.

Stadium 8, 37 Tage / geschlüpftes Jungtier (quer).
Der sekretgefüllte Ausführungsgang mündet an der Zahnleistenbasis in die Mundhöhle.

Die Giftdrüse macht in den drei letzten Tagen vor dem Schlüpfen einen tiefgreifenden Umwandlungsprozess durch, der im Augenblick des Auftrennens der Eischale mit der vollständigen Erschöpfung des Drüsenepithels seinen Abschluss findet. Die Hypertrophie des Drüsenepithels, die daran anschliessende Ausstossung des Sekrets werfen die Frage nach dem Sinn dieser Massnahme auf. Der Vorgang wurde sowohl bei der Ringel- als auch bei der Würfelnatter beobachtet. Da die jungen Schlangen erst nach der erfolgten ersten Häutung auf Nahrungssuche ausgehen, kann dieser Sekretionsprozess nicht im Dienste der Nahrungsaufnahme stehen. Ich möchte deshalb vermuten, dass es sich hier um eine Erscheinung handelt, die das Schlüpfen des Jungtiers erleichtern soll. Möglicherweise lösen die im Sekret enthaltenen Fermente die Kittsubstanz der Eischalenhaut auf. Ein Beweis der Hypothese liegt im Augenblick noch nicht vor. Ich werde jedoch im Rahmen meiner Dissertation — sie wird die Entwicklung und den Bau der Giftdrüse von *Natrix natrix* und *Natrix tessellata* genauer beschreiben — auf diese Fragen zurückkommen. An dieser Stelle werden dann auch die postembryonalen Differenzierungsprozesse beschrieben werden, wobei auch histochemische Untersuchungen vorgesehen sind.

ABKÜRZUNGEN

AG = Ausführungsgang
B = Blutgefäss
EC = Ectopterygoid (Transversum)
G = Giftdrüsenanlage
GD = Giftdrüse des juvenilen Tiers
LB = Lumenbildung infolge Zellautolyse
M = Mundhöhle
MX = Maxillare
PG = Primordium der Giftdrüse
S = Supralabialdrüse
T = Tubulus
TP = Tubulus mit verschiedenen Stadien der Kernpyknose
Z = Funktionsbereiter Zahn
ZL = Zahnleiste

LITERATUR

MARTIN, H.: *Sur le développement de l'appareil venimeux de la Vipera aspis.* C.R. 28 Ses. Sec. part. Ass. franç. Avanc. Sci. pp. 522—527, (1899).

KOCHVA, E.: *Development of the venom gland and trigeminal muscles in Vipera palestinae.* Acta Anat. 52 pp. 45-89, (1963).

— *The development of the venom gland in the opisthoglyph snake Telescopus fallax with remarks on Thamnophis sirtalis.* Copeia pp. 147-154, (1965).

DUVERNOY, D. M.: *Mémoires sur les caractères tirées de l'anatomie pour distinguer les serpents venimeux des serpents non venimeux.* Ann. d. Sci. Nat., 26 (1832).

LEYDIG, F.: *Über die Kopfdrüsen einheimischer Ophidier.* Arch. Mikroscop. Anat., 9 (1873).

Nº 24. **E. Hadorn, R. Hürlimann, G. Mindek, G. Schubiger** und **M. Staub.** — Entwicklungsleistungen embryonaler Blasteme von *Drosophila* nach Kultur im Adultwirt.[1] (Mit 5 Textabbildungen und 2 Tabellen.)

Zoologisch-vergl. Anatomisches Institut der Universität Zürich.

EINLEITUNG

Blasteme aus larvalen Imaginalscheiben lassen sich im Abdomen adulter Fliegen jahrelang kultivieren (vergl. HADORN, 1966). Dabei bleibt in den proliferierenden Zellverbänden der undifferenzierte Zustand erhalten. Werden Teil-

[1] Ausgeführt und herausgegeben mit Unterstützung der Georges und Antoine CLARAZ-Schenkung.

stücke solcher Kulturen in metamorphosierende Larven zurück transplantiert, so metamorphosieren auch sie und können wie ihr Wirt völlig normale Adultorgane bilden. Diese Differenzierung erfolgt entweder entsprechend dem ursprünglichen Determinationszustand (autotypisch), oder es entstehen allotypische Strukturen, die jetzt für das Differenzierungsmuster anderer Imaginalscheiben charakteristisch sind. Solche allotypischen Leistungen sind das Ergebnis von Transdeterminations-Vorgängen, die sich in den proliferierenden Blastemen ereignen (HADORN, 1967).

Im Anschluss an diese Erfahrungen, die mit Zellverbänden aus larvalen Imaginalanlagen gewonnen wurden, interessieren wir uns nun für das Verhalten und die Leistungsmöglichkeiten von frühembryonalen Blastemen, die direkt in das Adultmilieu versetzt werden. Im einzelnen stellen sich folgende Fragen: Kann die Embryogenese von Keimteilen auch im Imaginalwirt vollendet werden? Laufen Entwicklungsprozesse, die normalerweise während des Larvenlebens gefördert und abgeschlossen werden, in den Transplantaten ab? Entstehen auch Organe, für die zur Zeit der Verpflanzung im Embryonalspender noch keine sichtbaren Anlagen nachzuweisen sind? Wie verhalten sich und was leisten embryonale Blasteme, wenn sie nach längerer Adultkultur in einen metamorphosierenden Larvalwirt zurückversetzt werden?

Dass nicht alle Phasen eines normalen Larvenlebens *in situ* zu absolvieren sind, wurde bereits von anderen Autoren festgestellt. GARCIA-BELLIDO (1965) implantierte Vorderhälften von Lärvchen des 1. Stadiums in Adult-Wirte. Die Transplantate entwickelten sich weiter und bildeten spätlarvale Strukturen. Ähnliche Ergebnisse erzielten TSAI (1961) und MC GRADY (1966) mit Implantaten aus 17—20 h alten spätembryonalen bis schlüpfreifen Spendern. Auch in diesen Versuchen wurde während der Adultkultur eine Weiterentwicklung einzelner larvaler Anlagen festgestellt. Doch handelt es sich dabei ausschliesslich um Bildungen, für die im Spenderindividuum bereits abgegrenzte Anlagen oder weitgehend ausdifferenzierte Primordien vorhanden waren. Im Gegensatz dazu verwenden wir viel jüngere Spender, bei denen die Embryogenese noch bei weitem nicht abgeschlossen ist.

MATERIAL UND METHODE

Als Spender dienten Embryonalstadien des Wildstammes „Sevelen“. Die Entwicklungsphasen werden in Stunden (h) nach Eiablage angegeben. Dabei verwendeten wir Material aus Gelegen, die innerhalb von ½ h anschliessend an ein „Vorgelege“ abgesetzt wurden. Somit streuten die Zeitangaben um ± ¼ h. Als Wirte benützten wir befruchtete Weibchen (Imagines) und Larven (beide Geschlechter) des Genotypus *e ; mwh (e = ebony ; mwh = multiple wing hairs).*

Die Zuchttemperatur betrug 25 ± ½° C. Fliegen und Larven wurden auf Standardfutter (Mais-Agar-Zucker-Hefe) gehalten.

Das Ei-Chorion entfernten wir in 3% Na-Hypochloritlösung. Die noch von der Vitellinmembran umgebenen Embryonen wurden mit Wolframnadeln fragmentiert. Die für Drosophilablasteme übliche Transplantationstechnik diente sowohl zum Übertragen der Embryonalstücke in das Adultabdomen wie zur

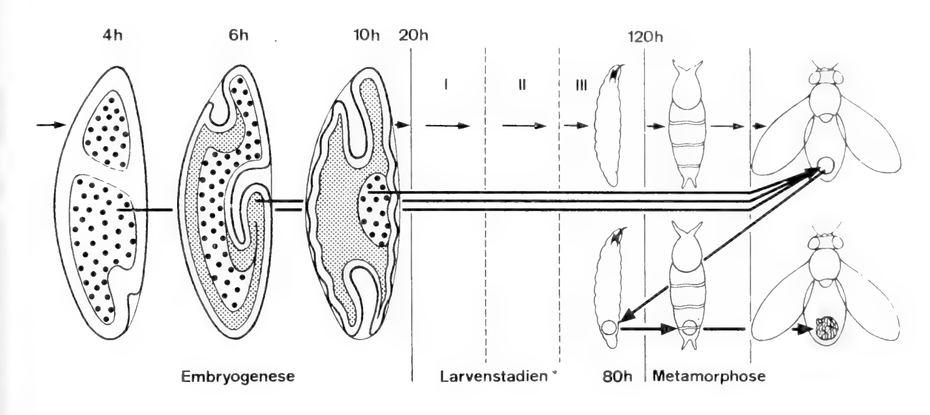


Abb. 1.

Schema der Versuchsanordnungen. Die Organisation der drei als Spender verwendeten Embryonalstadien ist vereinfacht gezeichnet. Zeitangaben in h nach Eiablage gelten für 25° C.

Rücktransplantation in Larven des 3. Stadiums. Die Abb. 1 zeigt die Versuchsanordnung. Die aus dem Wirtsabdomen frei sezierten Implantate wurden nach Gömöri gefärbt (Abb. 2). Wenn nur Hartstrukturen vorlagen, wurden die Totalpräparate direkt in Faure'sche Lösung eingebettet (Abb. 3—5).

Ergebnisse

1. *Die Weiterentwicklung der Embryonalblasteme im Adultabdomen*

Wir berichten hier zusammenfassend über Versuchsserien, für die Vorder- und Hinterhälften von 8 h alten Spenderembryonen, sowie Ganzkeime verwendet wurden. Der Entwicklungszustand wurde dann nach 14 Tagen Kultur *in vivo* untersucht.

Die Implantate erscheinen als mehr oder weniger abgekugelte Konglomerate, zusammengesetzt aus verschiedenen Larvalgeweben, wobei normale topographische Beziehungen kaum mehr nachzuweisen sind. Typische Differenzierungen sind in Abb. 2 vertreten. Als auffallendste und leicht zu identifizierende Bildungen erscheinen die kompakten aus kleinkernigen Zellen zusammenge-

setzten Imaginalscheiben. Diese Blasteme haben im Adultwirt stark proliferiert. Sie sind in den drei Serien in fast allen Implantaten anzutreffen. Ebenso sicher lassen sich Gruppen von Speicheldrüsenkernen nachweisen. Dabei erreichen viele Kerne einen Polytäniegrad, der ebenso hoch ist, wie in einer

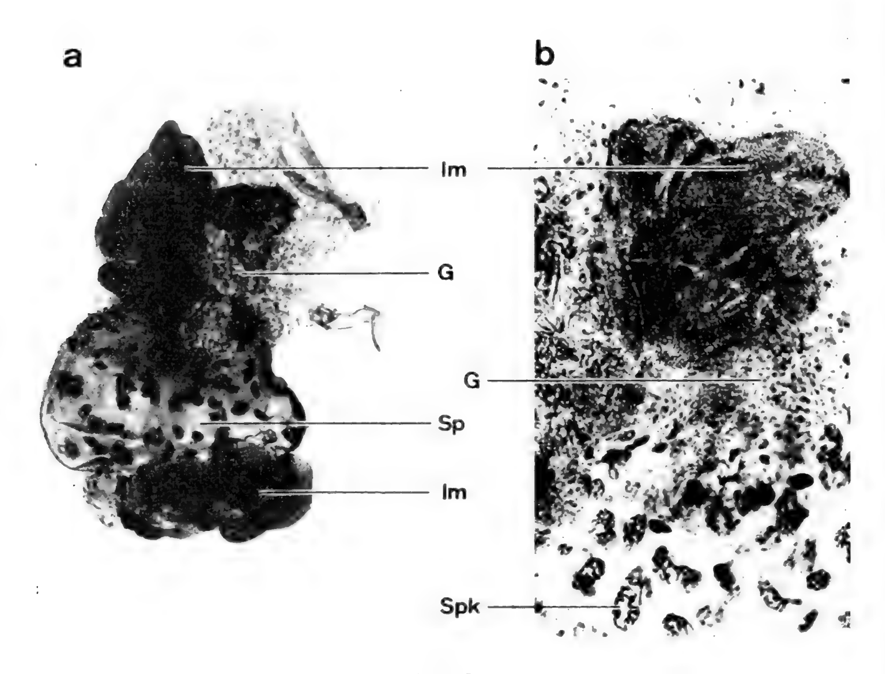


ABB. 2.

Larvale Differenzierungen embryonaler Vorderhälften nach 2 Wochen Adultkultur. a) Übersichtsbild zeigt Leistung eines Implantates aus der 6-h-Serie. Im = Imaginalscheiben; G = wahrscheinlich Ganglienzellen; Sp = Speicheldrüse (Vergr. 60×). b) Ausschnitt aus Implantat einer 9-h-Serie zeigt Riesenchromosomen in Speicheldrüsenkernen (Spk). Übrige Bezeichnungen wie in a). (Vergr. 130×).

maximal entwickelten vorpupalen Drüse. Wie an anderer Stelle ausführlich dargestellt wird (STAUB, 1968), werden in einzelnen Kernen sogar übergrosse Riesenchromosomen (Supergiants) gebildet. Somit kann die Kultur *in vivo*, auch wenn sie von Embryonalblastemen ausgeht, zur gleichen exzessiven Polytänisierung führen, wie wir dies früher für larval verpflanzte Speicheldrüsen festgestellt hatten (HADORN *et al*, 1963, 1964). Nun ist nach SONNENBLICK (1950) in 8 h alten Embryonen eine erste Anlage der Speicheldrüsen bereits gebildet. Wir haben daher in anderen Versuchsserien jüngere Spender verwendet und fanden, dass selbst Vorderhälften von 4 h alten Embryonen (Abb. 1) nach Adultkultur hochpolytäne Speicheldrüsenchromosomen liefern. Die Anlage dei Speicheldrüsenplakode wird in der Normalentwicklung erst in 7-8 h alten Keimen

sichtbar. Es steht somit fest, dass in isolierten Keimhälften in Adultkultur auch Organe zur Differenzierung kommen, für die das Transplantat noch keine sichtbare Anlage enthält. Dies gilt nicht nur für Speicheldrüsen, sondern vor allem auch für Imaginalscheiben (4 h-Serien), sowie für die meisten in Tab. 1 aufgeführten Differenzierungen.

TAB. 1

Leistungen von Querhälften (V = Vorderteil; H = Hinterteil und von Ganzkeimen (G) aus 8 h alten Embryonen nach 14 d Kultur in Adult. n = Zahl der Implantate. Festgestellte Differenzierungen: Im = Imaginalscheiben; Sp = larvale Speicheldrüsen; Fk = larvaler Fettkörper; MG = Malpighische Gefässe; Hy = Hypodermis; Mu = Muskulatur; Tr = Tracheen; Mh = Mundhaken; Rk = Restkörper.

Serie	Frequenz in % bezogen auf n								
	n	Im	Sp	Fk	MG	Hy	Mu	Tr	Mh	Rk
V	105	96	94	72	44	22	3	4	6	88
H	101	97	39	82	97	22	4	6	—	97
G	27	100	100	96	76	19	—	5	—	100

Als häufig festgestellte Implantatskomponenten finden sich Zellen des larvalen *Fettkörpers*, sowie *Malpighische Gefässe*. Weit weniger häufig konnte larvale *Hypodermis* und nur selten *Mundhaken*, *Tracheen* und *Muskulatur* nachgewiesen werden. Dagegen liegen in der Mehrzahl der Implantate verhärtete „ Restkörper “ vor, deren Natur noch nicht geklärt ist. Sie haben häufig „ Perlenform “, und sie sind möglicherweise Cuticularreste, die bei larvalen Häutungen abgegeben werden.

Die Frequenzverteilung in Tab. 1 wird verständlich, wenn wir annehmen, dass der Schnitt meist hinter dem Zentrum der Speicheldrüsenanlage, aber vor dem Zentrum des Primordiums der Malpighischen Gefässe durchgeführt wurde. Imaginalscheiben werden dagegen von Vorder- und Hinterhälften gleich häufig geliefert. Wir werden auf das unterschiedliche Differenzierungsinventar der Teilstücke nach Besprechung der metamorphosierten Implantate zurückkommen (S. 564). Ebenso ist zu diskutieren, warum zahlreiche Organe, wie Darmteile, Muskelpakete und Gonadenanlagen fehlen oder selten nachzuweisen sind. An dieser Stelle sei bereits hervorgehoben, dass das Identifizieren mancher Zellgruppen nicht gelungen ist. So dürften, wie in Abb. 2 angegeben ist, da und dort auch Ganglienzellen (Gehirn) vorkommen.

2. *Die Leistungen im Metamorphosetest*

Alle Embryonalimplantate der nachfolgend zu besprechenden Serien wurden zunächst 14 Tage im Adultabdomen kultiviert, dann in Larven des 3. Stadiums (72—80 h alt) rücktransplantiert (Abb. 1). Falls diese Testimplantate entwicklungsfähige Imaginalprimordien enthalten, werden sie simultan mit ihrem neuen Wirt metamorphosieren. Da sehr viele Implantate während der Adultkultur stark gewachsen waren, mussten sie aus technischen Gründen in Teilstücke zerlegt werden, die dann je einzeln einer Wirtslarve implantiert wurden. Für die statistische Auswertung (Tab. 2) wurden aber die Leistungen einer Gruppe von Implantaten, die von einem Spender stammen, zusammengefasst und als Einheit nur einmal gezählt.

TAB. 2

Frequenzverteilung der Adultstrukturen in % in den verschiedenen Versuchsserien und bezogen auf die Gesamtzahl (n) der Spenderstücke. Die eingeklammerte Zahl (1) bedeutet, dass die betreffende Struktur nur einmal pro Serie festgestellt wurde. Spa = Spenderalter in Stunden (h) nach Eiablage. VG: grosse Vorderstücke; V = : Vorderstücke gleich gross wie Hinterstücke; Vk: kleine Vorderstücke. Entsprechende Bezeichnungen für die Hinterstücke (H). N: Zahl der Implantatsgruppen, deren Wirte erfolgreich metamorphosierten. Dif %: Anteil der Implantatsgruppen, die imaginale Strukturen lieferten. Adultstrukturen: Rü = Rüssel aus Labialscheibe; Cib = Cibarium; AA = Derivate der Augenantennenscheibe; B = Bein; FT = Flügel und Thorax aus dorsaler Mesothorakalscheibe; H = Haltere; Ab = Abdomen; G = Derivate der Genitalscheibe.

Spa	Serie	N	Dif %	n	Rü %	Cib %	AA %	B %	FT %	H %	Ab %	G %
6 h	VG	64	59	29	35	10	69	38	45	7	10	—
	V=	67	43	23	39	17	57	43	30	(1)	(1)	—
	Vk	29	45	10	40	30	60	10	10	—	—	—
	HG	43	54	15	—	—	(1)	40	93	47	13	—
	H=	64	42	19	—	—	—	63	58	42	37	(1)
	Hk	45	36	13	—	—	—	15	62	23	38	—
10,5 h	H	67	61	27	—	—	—	7	(1)	—	56	52
4 h	V	80	44	29	17	17	31	28	45	14	10	—

a) *Embryonalspender 6 h alt*

Für diese grössten Serien haben wir drei Schnittlagen verwendet. 1. Grosses Vorderstück (VG), ca. 3/4 der Keimlänge abgetrennt von kleinem Hinterstück (Hk). 2. Beide Stücke gleich gross (V = und H =). 3. Kleines Vorderstück (Vk) neben grossem Hinterstück (HG). Die Ergebnisse sind in Tab. 2 zusammenge-

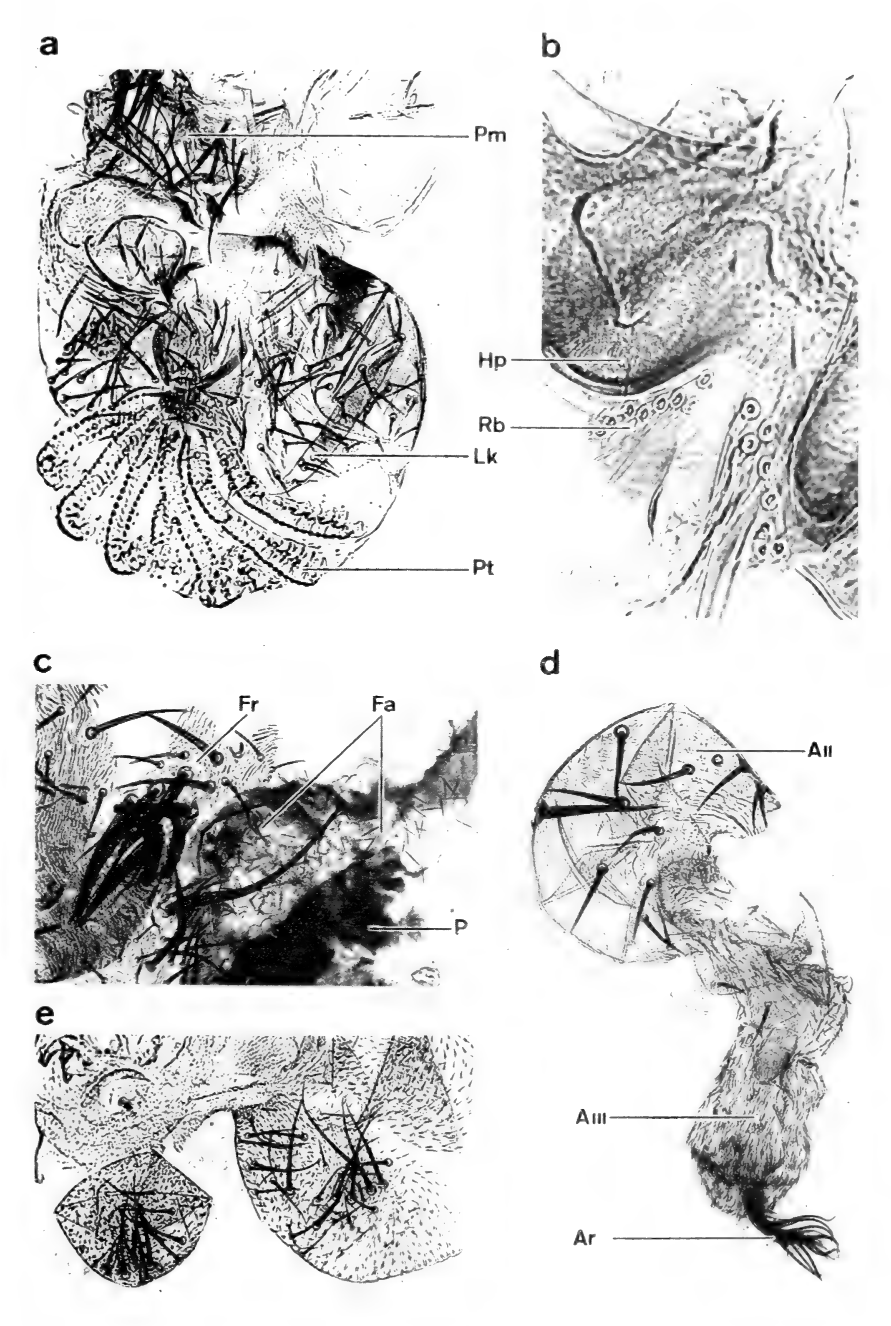


ABB. 3.

Ausschliessliche Leistungen von Vorderhälften. a) Rüssel mit Prämentum (Pm), Labellarkalotte (Lk) und Pseudotracheen (Pt). Vergr. 140×. b) Cibarium mit Höckerplatte (Hp) und Reusenborsten (Rb); Vergr. 380×. c) Augenregion mit Facetten (Fa), Augenpigment (P) und Fronsteilen (Fr); Vergr. 140×. d) Antenne mit II. Glied (A II), III. Glied (A III) und Arista (Ar); Vergr. 140×. e) Palpus; Vergr. 140×. a, b, d und e aus 6-h-Serie, c aus 4-h-Serie.

fasst. In dieses Inventar sind nicht aufgenommen Derivate des Mesoderms und des Entoderms, die wir gelegentlich und selten finden konnten.

Wir stellen eine erste Gruppe von Differenzierungen fest, die einzig von Vorderstücken geliefert werden. Es sind dies die Derivate der Labialscheibe (Rüssel), der Clypeusanlage (Cibarium) und der Augen-Antennenscheibe (AA). Belege für diese Leistungen sind in Abb. 3 vertreten. Bei dem einzigen Implantat, da eine Hinterhälfte (HG) einen Kopfteil liefert, handelt es sich wohl um eine Transdetermination, die möglicherweise von einer Beinscheibe ausgegangen ist. Eine zweite Gruppe von Differenzierungen erscheint sowohl in Vorder- wie in Hinterstücken. Dazu gehören vor allem Beinstrukturen sowie Derivate der dorsalen Mesothoraxscheibe, also Flügel und Thorax. Seltener werden in dieser Gruppe auch Derivate der Halterenscheibe (H; dorsaler Metathorax) festgestellt. Ebenso liefern beide Fragmente auch Teile des abdominalen Integumentes; doch sind diese in Vorderstücken viel seltener als in Hinterstücken, und sie treten auch nur in der VG-Serie auf. In der Abb. 4 sind diese Leistungen dokumentiert. Für eine dritte Gruppe, die Differenzierungen der Hinterstücke vereinigt, ist charakteristisch, dass die Halteren- und Abdominalfrequenz hohe Werte erreicht. Nur in einem einzigen Fall konnten Derivate der Genitalimaginalscheibe (G)

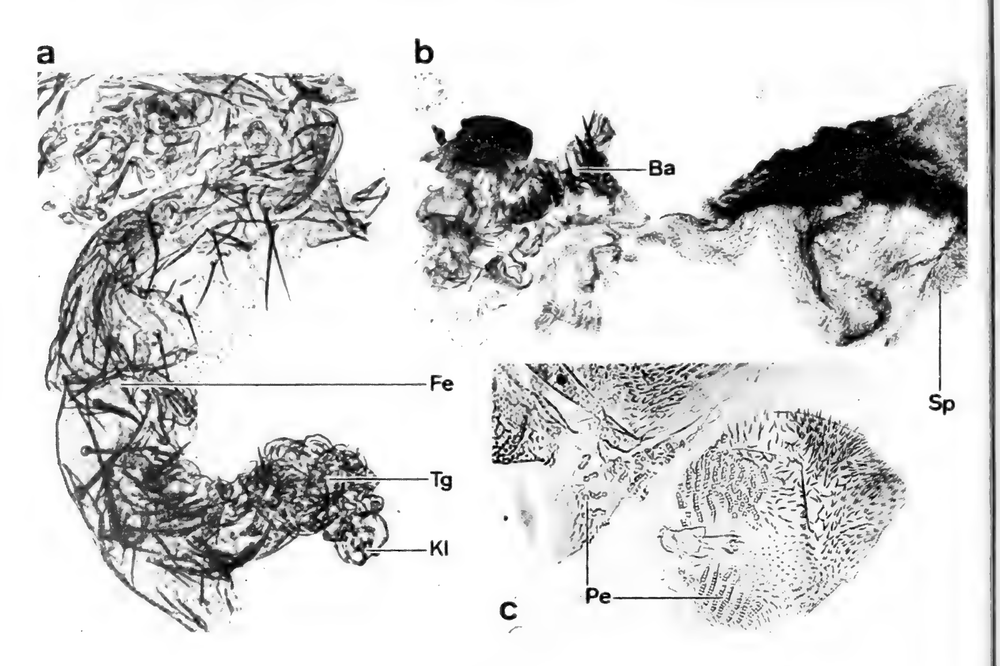


Abb. 4.

Differenzierungen, die sowohl in Vorder- wie in Hinterstücken festgestellt werden (aus 6-h-Serie). a) Bein mit Femur (Fe), Tarsalgliedern (Tg) und Klauen (Kl); Vergr. 110 ×. b) Flügelregion mit Basisstrukturen (Ba) und Flügelspreite (Sp); Vergr. 55 ×. c) Schwingkölbchenteile (Haltere), Ausschnitt mit Region des Pedicellus (Pe); Vergr. 140 ×.

festgestellt werden. Ein Einfluss der Stückgrösse ist vor allem für die Vorderteile festzustellen, wo Beine, Flügel, Halteren und Abdomenbildungen in dem Masse abnehmen, wie die Schnittebene weiter nach vorn verlagert wird.

Nachdem in der 6 h-Serie die Hinterstücke nur äusserst selten Genitalstrukturen liefern konnten, mussten wir uns fragen, ob für diesen überraschenden Ausfall das Spenderalter verantwortlich sei. Wir setzten daher eine Serie mit Hinterstücken aus älteren Spendern an.

b) *Embryonalspender 10,5 h alt*

Im Gegensatz zu den 6-h-Serien, finden wir nun neben hohen Abdominalfrequenzen in über 50% der Testimplantate männliche oder weibliche Genital-

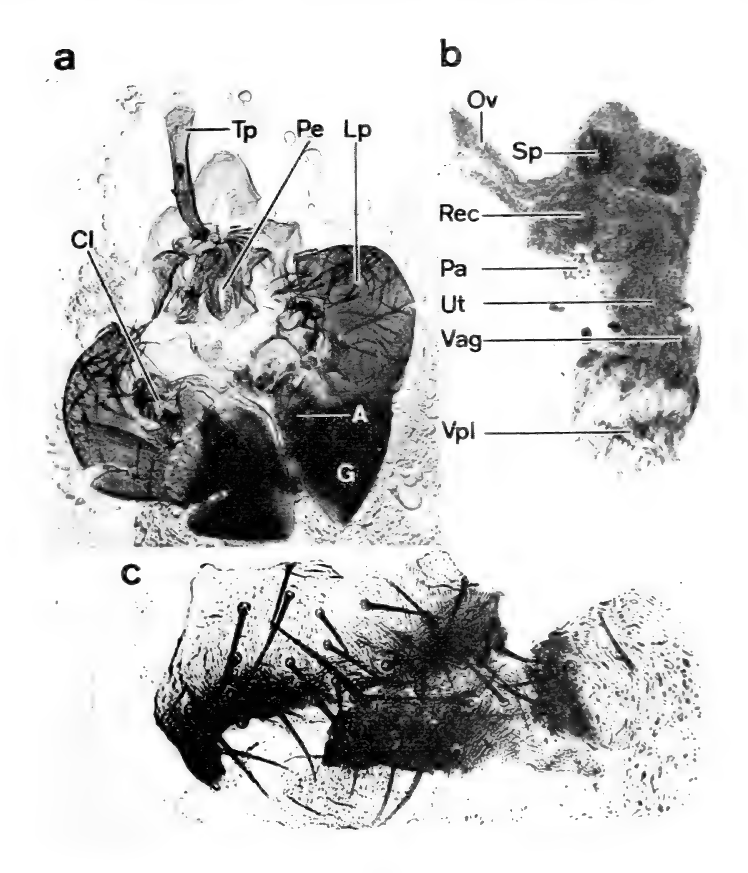


Abb. 5.

Differenzierungen von Hinterstücken aus 10,5 h (a, b) und 6 h (c) alten Spendern. a) Hartteile eines männlichen Genitalapparates mit Tragplatte (Tp), Penis (Pe), Lateralplatte (Lp), Genitalbogen (G) sowie mit Analplatten (A); Vergr. 65 ×. b) Weibliche Genitalien mit Ovidukt (Ov), Spermatheken (Sp), Parovarien (Pa), Receptaculum seminis (Rec), Uterus (Ut), Vagina (Vag) und Vaginalplatten (Vpl); Vergr.65 ×. c) Abdominaltergite; Vergr. 160 ×.

apparate. In der Abb. 5 sind solche Differenzierungen dargestellt. Die Derivate der Genitalscheiben verhalten sich also anders als die Differenzierungen anderer Imaginalscheiben. Sie kommen erst im Material alter Spender zur Entwicklung.

c) *Embryonalspender 4 h*

Mit dieser Serie versuchten wir festzustellen, ob die für 6 h alte Vorderstücke charakteristischen Differenzierungen auch möglich sind, wenn für die Transplantation in das Adultabdomen noch jüngere Stadien eingesetzt werden. In diesem Frühstadium ist erst eben die „ Gastrulation " abgeschlossen (Abb. 1). Wie Tab. 2 zeigt unterscheidet sich das Leistungsinventar kaum von dem der älteren Vorderstücke.

Diskussion

Unsere Versuchsreihen konnten zeigen, dass zahlreiche embryonale Blasteme in der Hämolymphe von Imagines zunächst die Embryogenese beendigen können und anschliessend einen Entwicklungszustand erreichen, der für die verpuppungsreife Larve charakteristisch ist. Dabei wird auch die volle Kompetenz verwirklicht, die für eine Metamorphose verlangt wird. Dies beweisen die Leistungen der Rücktransplantate. Durchlaufen eines normalen „ Larvenlebens " ist somit keine notwendige Voraussetzung für eine zu Imaginalstrukturen führende und abschliessende Entwicklung. Das Adultmilieu befriedigt offenbar die Bedürfnisse der embryonalen Blasteme ebenso gut wie das larvale Entwicklungssystem. Dies gilt selbst für frühembryonale Keimhälften, die schon 4 h nach Eiablage isoliert und in das Adultabdomen versetzt werden.

Die unterschiedlichen und mosaikartigen Leistungen von Vorder- und Hinterstücken weisen hin auf eine frühe Determination der späteren Organbereiche. Wir können zwar auf Grund unseres Materials gewisse über die prospektive Bedeutung hinausreichende, qualitativ neue Zusatzleistungen nicht ausschliessen. Irgendwelchen Anzeichen von solchen Regulationsvorgängen sind wir jedoch nicht begegnet. Doch könnte nur eine verfeinerte Technik genauere Aufschlüsse vermitteln. Dies ist auch der Grund, warum wir auf die Konstruktion eines „ Anlageplanes " verzichten, der die Lokalisation der larvalen und imaginalen Blasteme im Embryo zeigen müsste. Wenn unsere Versuche auf eine frühe Determination imaginaler Primordien hinweisen, so darf dies nicht bedeuten, dass eine solche Fixierung auf alle Zell-Nachkommen eines determinierten Blastems übertragen würde. Transdeterminationen, wie sie für larvale Blasteme charakteristisch sind (vergl. Hadorn, 1966), haben wir auch in Kulturen festgestellt, die mit embryonalen Zellen begründet wurden (unveröffentlicht).

Das von den Implantaten nach Kultur *in vivo* gelieferte Differenzierungsinventar enthält zwar zahlreiche Organe (Tab. 1), doch scheinen einige Strukturen zu fehlen. So vermissen wir bei den noch larvalen Stücken grössere Muskelpartien. Sehr selten sind auch Mundhakenapparat, Teile des Darmtraktes und des Nervensystems. Bei den wenigen Implantaten, die Tracheen zeigen, wissen wir nicht, ob diese vom Wirt her eingewachsen sind. Ausfälle ergeben sich auch für die metamorphosierten Implantate (Tab. 2). Wiederum sind Muskeln kaum vertreten und entodermale Derivate sind selten nachzuweisen. Selbst wenn wir zugestehen, dass solche Feststellungen unsicher bleiben, weil viele Zellbereiche schwierig zu identifizieren sind, ergibt sich doch, dass bei unserer Versuchsanordnung nicht alle Organe einer Larve oder einer Imago gleichmässig zur Ausbildung kommen.

Verschiedene mögliche Ursachen für die Ausfälle sind zu erwägen. Das Versetzen in die Adultkultur könnte für einzelne Primordien doch zu früh erfolgt sein. Diese Deutung mag für die Derivate der Genitalimaginalscheibe gelten. Während wir für 6 h alte Spender Differenzierungen von allen übrigen am Integument beteiligten Imaginalscheiben feststellten, fehlen Geschlechtsapparate. Diese werden dagegen regelmässig erst von 10,5 h alten Hinterstücken geliefert (Tab. 2). Es ist möglich, dass das Genitalprimordium später als andere Imaginalanlagen die Fähigkeit zur Selbstdifferenzierung in der Adultkultur erreicht. Sodann ist für die Interpretation von Ausfällen und Minderleistungen zu berücksichtigen, dass beim Fragmentieren der Zusammenhalt der bereits zellulär organisierten Blasteme mit dem zentralen Dotter so gelockert wird, dass leicht grössere Dotterkomplexe sich loslösen und herausfallen. Wir wissen nicht, ob und bis zu welchem Stadium eine normale Anordnung von Blastodermderivaten zum Dotter unerlässlich ist. Jedenfalls sind in den transplantierten Fragmenten normale topographische Beziehungen gestört. Darauf könnten die Ausfälle sowohl im Genitalbereich wie in Derivaten des Mesoderms und des Entoderms beruhen.

Schliesslich ist es möglich, dass die Adulthämolymphe sich nicht für die Weiterentwicklung aller Keimbereiche gleich gut eignet. Unterschiedliche Ansprüche könnten zu Ausfällen führen. Nun scheint es, dass mit einem einfachen Kontrollexperiment mindestens einige dieser Probleme zu lösen wären. Man müsste intakte Ganzkeime, noch umgeben von der Vitellinmembran, in Adulttiere verpflanzen. Wir haben derartige Versuche durchgeführt und dabei festgestellt, dass aus solchen Implantaten lebensfähige Lärvchen schlüpfen, die den Wirt auffressen. Bei den in Tab. 1 aufgeführten Versuchen mit Ganzembryonen (G) handelt es sich dagegen um Keime, die wir aus der Vitellinmembran befreiten. Sie gefährden den Wirt nicht mehr; doch sind ihre Differenzierungen nicht reichhaltiger als die addierten Leistungen der Vorder- und der Hinterstücke. Wahrscheinlich führt das Entfernen der Membran — ebenso wie bei den Fragmenten — zum Dotterverlust und zu topographischen Verschiebungen.

Abschliessend sei noch hervorgehoben, dass die hier mitgeteilten Befunde im Hinblick auf weitere Experimente von Interesse sind. Nachdem wir Dauerkulturen *in vivo* mit larvalen Blastemen begründen konnten (vergl. HADORN 1966), versuchen wir nun die gleiche Methode auch für frühembryonale Ausgangsblasteme einzusetzen. Dabei interessieren uns vor allem die Transdeterminationsmöglichkeiten. Schliesslich sollen derartige Experimente einen Beitrag liefern zum Problem: „ Holometabole Insektenentwicklung ohne Larvenleben “.

ZUSAMMENFASSUNG

Verschiedene embryonale Blasteme von *Drosophila melanogaster* vollenden als Implantate im Abdomen adulter Fliegen die Embryogenese. Sie erreichen anschliessend das Stadium der verpuppungsreifen Larve, wie auch die Kompetenz zur imaginalen Metamorphose. Das nach Kultur *in vivo* festgestellte larvale und imaginale Differenzierungsinventar wird für Blasteme aus embryonalen Vorder- und Hinterhälften angegeben. Es umfasst u.a. Derivate aller am Integument beteiligten Imaginalscheiben.

RÉSUMÉ

Des blastèmes embryonnaires de *Drosophila melanogaster* implantés dans l'abdomen de mouches adultes complètent leur embryogenèse; elles atteignent le stade correspondant à la larve prête à la pupaison et possèdent les compétences pour la métamorphose imaginale. Ce travail établit l'inventaire des structures résultant de différenciations larvaires et imaginales, pour des blastèmes de moitiés antérieures et postérieures: il s'y trouve notamment des dérivés de tous les disques imaginaux participant à la formation des téguments.

SUMMARY

Various embryonic blastemas of *Drosophila melanogaster* terminate embryogenesis when implanted in the abdomen of adult flies. These in vivo cultures also reach the stage of differentiation of a full grown larva and likewise the competence for passing a normal metamorphosis.

The diverse structures are described which differentiate from anterior and posterior embryonic fragments. Derivatives of all imaginal discs which contribute to the adult integument have been found.

LITERATURVERZEICHNIS

GARCIA-BELLIDO, A. 1965. *Larvalentwicklung transplantierter Organe von Drosophila melanogaster im Adultmilieu.* J. Ins. Physiol. 11: 1071-1078.

HADORN, E. 1966. *Konstanz, Wechsel und Typus der Determination und Differenzierung in Zellen aus männlichen Genitalanlagen von Drosophila melanogaster nach Dauerkultur in vivo.* Develop. Biol. 13: 424-509.

— 1967. *Dynamics of Determination.* In: Major Problems in Developmental Biology, Acad. Press, New York.

— W. GEHRING und M. STAUB. 1963. *Extensives Grössenwachstum larvaler Speicheldrüsenchromosomen von Drosophila melanogaster im Adultmilieu.* Experientia 19: 530-531.

— F. RUCH und M. STAUB. 1964. *Zum DNS-Gehalt in Speicheldrüsenkernen mit „übergrossen Riesenchromosomen" von Drosophila melanogaster.* Experientia 20: 566-567.

MCGRADY, E. 1966. *In vivo culture of Drosophila melanogaster embryos containing the Notch deficiencies Df (1) N8 and Df (1) N264-40.* J. exp. Zool. 161: 37-52.

SONNENBLICK, B. P. 1950. *The early embryology of Drosophila melanogaster.* In Demerec: Biology of Drosophila pp. 62-167. New York: Wiley.

STAUB, M. 1968. *Veränderungen im Puffmuster und das Wachstum der Riesenchromosomen in Speicheldrüsen von Drosophila melanogaster aus spätlarvalen und embryonalen Spendern nach Kultur in vivo. Chromosoma* (im Druck).

TSAI, L. S. 1961. *The developmental effects of deficiency for the brown region in the second chromosome of Drosophila melanogaster.* J. exp. Zool. 147: 183-202.

N° 25. **Hans-Rudolf Haefelfinger.** — Die Lokomotion von *Aporrhais Pes-Pelicani* (L) (Mollusca, Gastropoda, Prosobranchia). (Mit 3 Textabbildungen)

Naturhistorisches Museum Basel und Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer, France.

EINLEITUNG

Die Fortbewegung der Gastropoden kann von mehr physiologischen oder mehr oekologischen Gesichtspunkten aus betrachtet werden. Hier soll die Lokomotion eines Vorderkiemers im Hinblick auf seinen Lebensraum besprochen werden.

Prinzipiell ist der Schneckenfuss als Bewegungsorgan ausgebildet, zudem übernimmt er das Festhalten am Substrat. Die Fortbewegung, das Kriechen, erfolgt je nach Art auf oder in einem Substrat (bei eingegraben lebenden Formen). Wasserbewohnende Schnecken können sich oft auch schwimmend fortbewegen, wobei der Fuss zum Schwimmorgan modifiziert wird. Dieser Körperteil ist daher bei Gastropoden ausserordentlich verschieden gestaltet.

Das eigentliche Kriechen erfolgt durch Kontraktion der Fussmuskulatur in bestimmten Rhythmus, so dass wellenförmige Bewegungen entstehen, welche das Tier vorwärts schieben. Diese Lokomotion wird in der Literatur als rhythmisch bezeichnet (Vlès, Weber u.a.m.). Parker (1911) hat dieser rhythmischen Bewegungsform eine arhythmische gegenüber gestellt; bei dieser fehlen die typischen Wellenbewegungen der Fussmuskulatur. Besonders ausgeprägt finden wir diese arhythmische Lokomotion bei *Strombus gigas*, der sich „springend" fortbewegt. Weber (1925) hat schliesslich verschiedene Schneckenarten mit arhythmischer Bewegungsweise untersucht, so z. B. *Conus mediterraneus* und *Aporrhais pes-pelicani.*

Im Zusammenhang mit anderen Untersuchungen (Fluchtreaktionen) konnte ich auch bei *Nassa mutabilis* und *Buccinum undatum* arhythmische Bewegungsweisen feststellen und teilweise auch filmisch festhalten. Bei diesen Arbeiten nahm ich auch die Lokomotion des Pelikansfusses auf und konnte dabei beobachten, dass diese Schnecken keinen normalen Kriechvorgang zeigen, sondern in seltsamer Weise ruckartig gehen. Im Verlaufe der Filmbearbeitung und- auswertung stiess ich auch auf die Studien von Weber und konnte dabei feststellen, dass die beiden Beobachtungen ziemlich gut übereinstimmen.

Beschreibung des Vorgangs

Zum besseren Verständnis soll die Schnecke kurz beschrieben werden: Schale sehr festwandig, Gewinde getürmt mit bis zu zehn gewölbten Umgängen und ein bis drei Spiralreihen von Knoten. Mündung mit verdicktem Rand, der seitlich zu drei langen, gespreizten, fingerförmigen Fortsätzen ausgezogen ist, basal mit einem Siphonalkanal (Abb. 1). Farbe weiss, gelb, hellrosa bis grau. Auf Weich-und sekundären Hartböden unter 10 m Tiefe. Lebt häufig eingegraben im Sand und Schlick.

Legt man eine Schnecke auf Sand oder auf eine Glasplatte, so dauert es eine ganze Weile bis die Fühler, der Kopf und schliesslich auch der Fuss unter der Schale hervorgestreckt werden. Geringe Lichtreize oder Erschütterungen genügen meist, dass die Schnecke sich wieder in ihr Gehäuse zurück zieht.

Im Ruhezustand liegt die Schale in drei Punkten auf der Unterlage auf, einerseits mit einer Windung der Spindel, andererseits mit den Fortsätzen zwei (sz) und

ABB. 1.

Aporrhais pes-pelicani auf Glasscheibe (Ventralansicht).
A. Körper gestreckt, kurz vor dem Überkippen der Schale, entspricht Phase 5/Abb. 2.
B. Nach dem Überkippen, Fuss ist nachgezogen, entspricht Phasen 2 und 7 Abb. 2.
se/sz/sd = Stacheln 1—3 der Schalenmündung; sv = Siphonalkanal; o = Operkel.

drei (sd) (siehe Abb. 1 und 2/1). Kommt die Schnecke aus dem Gehäuse hervor, so hängt sie erst frei im Raum und sondiert mit den Fühlern die Umgebung, dann führt sie mit dem Fuss tastende Bewegungen aus und setzt ihn schliesslich fest auf der Unterlage ab (Abb. 2/2). Will sie sich nun fortbewegen, so stemmt sie das Gehäuse in die Höhe (Abb. 2/3). Dabei stützen sich nun die Stacheln zwei und eins (se) auf dem Boden auf, der dritte Fixpunkt wird nicht mehr vom Gehäuse, sondern vom Fuss gebildet. Nun dehnt sich der Fuss und der Fusstiel stark nach oben und vorn (Abb. 2/4), dabei rutscht das Gehäuse geringfügig nach vorne und nur noch Fortsatz eins berührt den Boden. Schliesslich ist die Schwerpunktverlagerung so gross, dass die Schale nach vorne überkippt (Abb. 2/5) und sich wieder auf die Spindel und die Stacheln sz und sd abstützt. Der gesamte Fuss und der Fusstiel sind nun extrem gedehnt, die Verschiebung der Schale kann bis zu einem Drittel der Gehäuselänge betragen. In der nächsten Phase hebt die Schnecke den Fuss ganz vom Boden weg (Abb. 2/6), schiebt ihn nach vorne und setzt ihn wieder auf dem Boden auf (Abb. 2/7), damit ist die Ausgangslage wieder

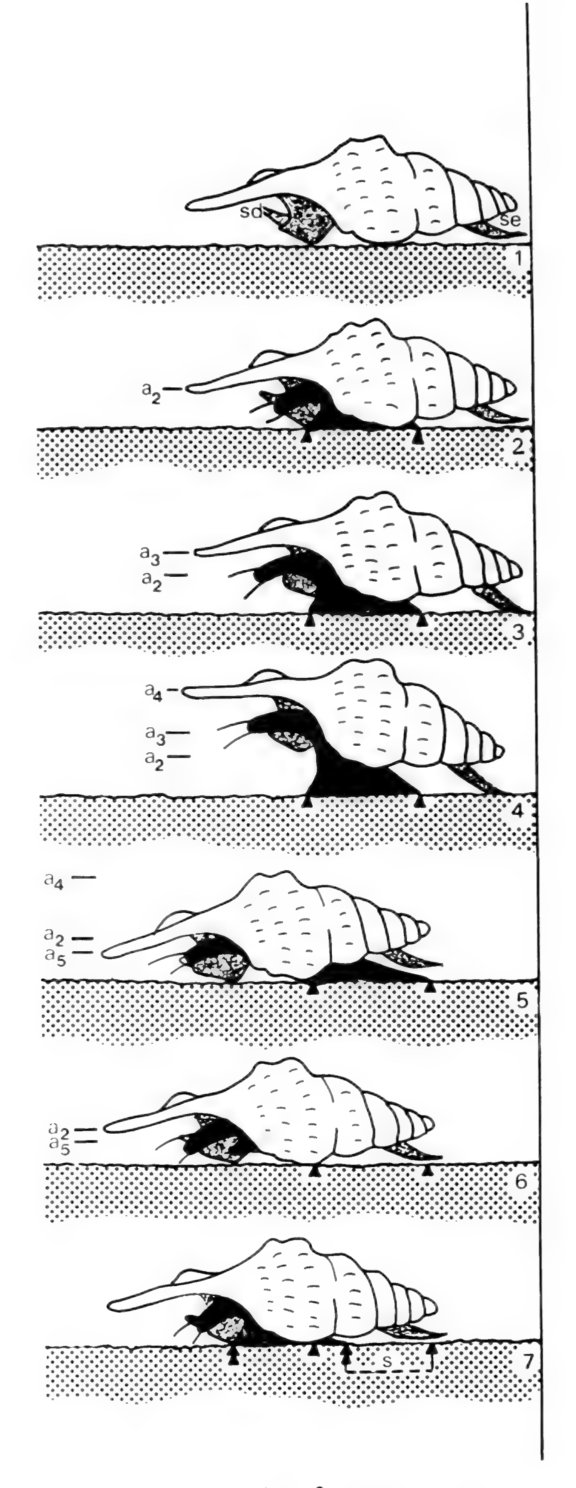


ABB. 2.

Phasen des Schreitvorganges, schematisiert nach Einzelbild-Analyse des Films. a_2-a_5 = Höhenmarken des Siphokanales, den einzelnen Phasen entsprechend. ▲ — ▲ = Fuss in Ausgangslage; ↑ — ↑ = Fuss nach dem Schreitvorgang; s = "Schrittlänge".

erreicht. Zu Recht hat SCHÄFER (1962) von einem „Schrittgehen an Krücken" gesprochen. Ich möchte diesen Vorgang viel direkter als eigentliches „Krückengehen" bezeichnen.

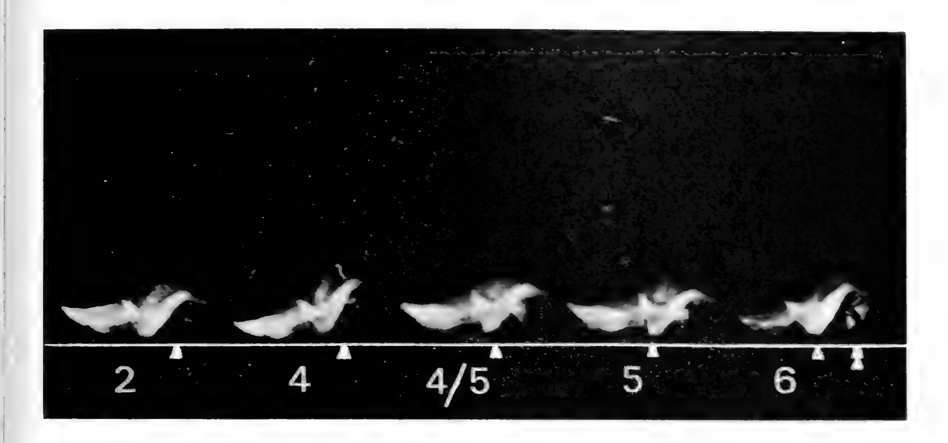


ABB. 3.

Einzelne Phasen des Schreitvorganges: Ausschnittvergrösserungen aus dem Film. Die Zahlen entsprechen den Phasen der Abbildung 2.

Die Bewegung ist relativ langsam und erfolgt nicht in regelmässigen Zeitintervallen. Ein „Schritt" dauert zwischen 15 und 30 Sekunden, zwischen zwei „Schritten" verstreichen rund 10 Sekunden, unter Umständen kann die Ruhepause auch viel länger dauern. Das „Fortschreiten" geht nicht geradlinig vor sich, sondern mehr zick-zackartig, wobei die Beschaffenheit des Untergrundes sicher einen gewissen Einfluss hat. Das Anstossen der Stacheln und deren Reibung auf dem Untergrund, das Gleiten von Sandkörnern können ungewollt ziemlich starke Richtungsänderungen zur Folge haben.

In diesem Zusammenhang wird uns auch der eigenartige Bau der Schale etwas verständlicher. Die Stacheln verhindern erstens ein Überrollen des Gehäuses in der Längsachse und zweitens bilden sie dem Boden zu eine Art Tunnel, in dem sich der Fuss frei hin und her bewegen kann. Diese Tatsache ist vor allem auch wichtig, wenn die Schnecke im Sande eingegraben lebt. SCHÄFER hat das Verhalten des Pelikansfusses in eingegrabenem Zustand 1962 näher untersucht. Eigene Beobachtungen haben allerdings gezeigt, dass eine Lokomotion im Sande sehr fraglich ist. Ortswechsel vollziehen sich wahrscheinlich ausschliesslich an der Oberfläche des Substrates. Wie WEBER konnte ich ein Festsaugen oder Festkleben des Fusses auf der Unterlage nie feststellen. Hingegen gelang es einer Schnecke (als Ausnahmefall) mehrmals, sich einige Zentimeter an der glatten Glascheibe des Aquariums hochzuschieben.

Stösst die Schnecke an ein Hindernis das mittels „Krückengehen“ nicht überklettert werden kann, so wird statt des normalen Schreitvorgangs eine Drehung vollzogen und das Hindernis umgangen. Dazu wird beim Hochstemmen der Fuss nicht in der Gehäuseachse, sondern um einen bestimmten Winkel abgedreht auf dem Boden aufgesetzt, der Fusstiel wird also tordiert. Während des Hochstemmens wird die Schale dann in Richtung des Fusses geschwenkt, die Wendung erfolgt also durch „Gehen an Ort“.

Aus den verschiedenen Verhaltensweisen der Schnecken lässt sich nicht eindeutig erkennen, ob die absonderliche Ausbildung der Schale eine Folge der Lebensweise im Sande (wie bei Murex, Xenophora u.a.: Stacheln verhindern das zu tiefe Einsinken im Substrat) oder eine Anpassung an den Schreitvorgang darstellt.

LITERATUR

Parker, G. H. 1911. *The mechanism of locomotion in Gastropods.* J. Morph. 22: 155-170.

Schäfer, W. 1962. *Aktuo Paläontologie.* Frankfurt a.M.: 666 p.

Vlès, F. 1907. *Sur les ondes pédieuses des mollusques reptateurs.* C.R. Séances Acad. Sc. 145: 107.

Weber, H. 1925. *Über die arhythmische Fortbewegung bei einigen Prosobranchiern.* Zschr. vergl. Physiol. 2: 109-121.

Wilbur, K. M. and C. M. Yonge. 1964. *Physiology of Mollusca. I.* Academic Press New York and London. pp. 474.

FILM-VERÖFFENTLICHUNG

Haefelfinger, H. R. 1967. *Aporrhais pes-pelicani (Prosobranchia) Lokomotion.* Veröffentlicht in der Encyclopaedia Cinematographica Göttingen No. E 1108. Schwarzweiss, 16 mm, 6 min.

N° 26. **Hans-Rudolf Haefelfinger.** — Zur taxonomischen Problematik der Spezies *Aegires Leuckarti* Verany und *Aegires Punctilucens* (d'Orbigny) (Mollusca, Gastropoda, Opisthobranchia).[1] (Mit 2 Abbildungen und 2 Tabellen)

Naturhistorisches Museum Basel und Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer, France.

Einleitung

Die Diagnosen von Opisthobranchiern, welche von einigen Autoren im vergangenen Jahrhundert gegeben wurden, sind oft sehr ungenau. Manche Arten sind so schlecht definiert, dass eine Identifizierung kaum mehr möglich ist und deshalb allein für das Mittelmeer noch Dutzende von „incertae sedis" in der Literatur zitiert werden. Stösst man heute auf eine unbekannte Schnecke, so ist es eine äusserst undankbare Aufgabe in alten Werken nachzuforschen, ob eine der vagen Beschreibungen auf das vorliegende Tier passen könnte.

Etwas anders liegt der Fall bei unseren beiden Aegires-Formen. Von beiden sind genaue Art-Diagnosen vorhanden, von beiden findet man sowohl im Mittelmeer als auch im Atlantik typische Formen. Doch schon im vergangenen Jahrhundert zweifelten verschiedene Forscher daran, ob es sich um zwei verschiedene Arten oder jeweils um Juvenil- und Adultform handle. Da seit rund 10 Jahren in Villefranche-sur-Mer, Banyuls-sur-Mer und in Neapel einige Hundert Aegires gesammelt und beobachtet wurden, soll das von Ihering im Jahre 1888 aufgegriffene Problem erneut zur Sprache kommen.

Diagnosen

Gattung *Aegires:* Körper langgestreckt, Notumrand nicht deutlich ausgebildet; über den ganzen Körper verteilt verschieden grosse Tuberkel. Rhinophoren zylindrisch und glatt, in warzige Scheiden zurückziehbar. Lippententakel klein und lappenförmig. Kieme vor dem After gelegen, aus drei tripinnaten Ästen bestehend, durch drei grössere Tuberkel geschützt. Körper durch sehr viele Kalknadeln gestützt, welche die Epidermis sogar durchdringen.

Radula von der Formel ∞, O, ∞, Zähne hakenartig gekrümmt, alle gleichartig. Dorsal 1 unpaarer Kiefer, lateral 2 Lippenscheiben, welche mit feinen Stäbchen bewaffnet sind. Penisbewaffnung aus feinen, gekrümmten Häkchen bestehend.

[1] Die Untersuchungen an Opisthobranchiern des westlichen Mittelmeeres wurden teilweise vom Schweizerischen Nationalfonds für wissenschaftliche Forschung finanziert.

Aegires punctilucens: Körperfärbung graubraun bis beige, mit kleinen dunklen Pigmentflecken; zwischen den Tuberkeln grössere Flecken von kaffeebrauner Farbe, in deren Mitte ein irisierend blauer bis grünlicher Fleck sitzt. Gelegentlich auch irisierend weisse Punkte über den ganzen Körper verteilt. Länge bis 18 mm. Radula — 25 × 20, 0,20. Vorkommen vor allem im Atlantik, kleinere Exemplare auch im Mittelmeer.

Aegires leuckarti: Körperfärbung weiss opak, gelblichbraun bis beige, über den ganzen Körper verteilt dunklere Pigmentflecken (braun bis schwarz), oft auch übersät mit weiss irisierenden Punkten. Radula — 25 × 20, 0,20. Länge bis 10 mm. Vorkommen vor allem im Mittelmeer, einzelne Exemplare sind auch im Atlantik gefunden worden.

Eigene Beobachtungen

A. Oekologie. Eine Zusammenstellung der Funde von *Aegires leuckarti* und *punctilucens* nach Monaten geordnet ergibt für die Umgebung von Villefranche-sur-Mer respektive Banyuls-sur-Mer folgendes Bild (als Vergleich Ergebnisse aus Neapel):

Tabelle 1

Jahreszeitliche Gliederung der Funde in Villefranche, Banyuls und Neapel

Lokalität	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Total
Aegires leuckarti													
Villefranche	32	27	0	6	2	1	0	8	8	7	0	1	92
Banyuls	0	6	4	1	5	0	1	7	13	25	5	17	84
Total	32	33	4	7	7	1	1	15	21	32	5	18	176
Aegires punctilucens													
Villefranche	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
Banyuls	0	0	0	0	2	0	1	0	2	2	0	1	8
Total	0	0	0	0	2	0	1	0	2	3	0	1	9
Aegires leuckarti													
Neapel	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	188
Aegires punctilucens													
Neapel	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	30

Aegires leuckarti tritt das ganze Jahr auf, allerdings mit einem Maximum im Winterhalbjahr. In Villefranche stammte der grösste Teil der Funde aus gedretschtem Material („Plancton de posidonies") aus Tiefen zwischen 2—20 m. In

Banyuls hingegen wurde der überwiegende Teil der Schnecken auf dicht bewachsenen *Microcosmus sulcatus* gefunden, welche beim Tauchen zwischen Oberfläche und 20 m Tiefe gesammelt wurden. *Aegires leuckarti* ernährt sich von Schwämmen der Familie der Leucosolenidae.

Da sich die Schnecken nur sehr langsam bewegen, oft sogar stundenlang am gleichen Ort verharren, sind sie recht schwierig zu erkennen. Trotz eifriger Suche habe ich sie beim Tauchen noch nie direkt gefunden, sondern nur im Labor nach der Methode der Milieuverschlechterung aus dem gesammelten Material abpipettieren können, nur sehr selten kommen sie aus eigenem Antrieb an die Wasseroberfläche der beobachteten Becken.

Aegires punctilucens war in Villefranche nur in einem Exemplar vertreten, das ebenfalls mit der Dretsche gefangen wurde. Die 8 Exemplare aus Banyuls stammen aus dem gleichen Microcosmus-Biotop zwischen 0—20 m Tiefe wie *Aegires leuckarti.*

Ein Gelege von *Aegires leuckarti* wurde am 28.5.1958 von Prof. PORTMANN in Banyuls beobachtet. Es handelte sich um ein spiralig aufgerolltes Band (ca. 1⅓ Umdrehungen, Durchmesser des Geleges 2,5 mm) mit vollständig weissen Eiern.

Von *Aegires punctilucens* erhielt ich am 4.6.1964 ein Gelege, welches eine kurz zuvor gefangene Schnecke ebenfalls im Aquarium ablegte. Das Laichband war spiralig aufgerollt (2 Umdrehungen, Gelegedurchmesser 5 mm), die rund 1500 Eier waren von weisser Farbe. Diese Angaben stimmen mit den Beobachtungen von ALDER und HANCOCK und LOVÉN überein.

B. Körpermerkmale: Die Grösse der *Aegires leuckarti* schwankte zwischen 1—10 mm. Schon relativ kleine Exemplare (knapp 3 mm lang) konnten stark pigmentiert sein und solche von Maximalgrösse keinerlei Pigment aufweisen. Anhand der beobachteten lebenden Schnecken und fixiertem Vergleichsmaterial können unabhängig von der Grösse drei Färbungstypen unterschieden werden:

1. Weiss-Form: Der Körper ist weiss-opak, der Eingeweidesack kann ganz schwach durchschimmern, Augen sichtbar. (Abb. 1A rechts.)
2. Braun-Form: Der ganze Körper ist fein pigmentiert, keine starken Farbnüancen, Augen kaum mehr sichtbar. (Abb. 1A links oben.)
3. „Gefleckte Form“: Grundfärbung des Körpers nach 1 oder 2, unregelmässig verteilt finden sich in grösserer oder kleinerer Zahl scharf abgegrenzte Pigmentflecken von dunkler Farbe (braun bis schwarz). Starke Farbnüancierungen, Augen nicht sichtbar. (Abb. 1A links unten.)

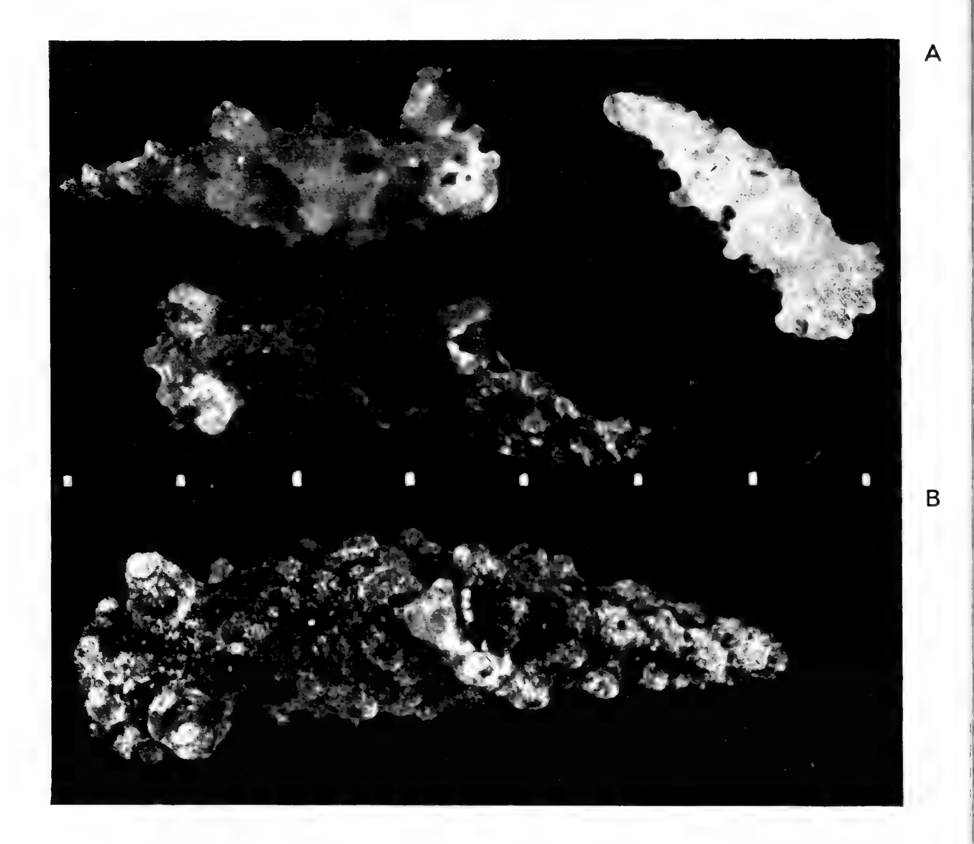


ABB. 1.

A. Verschieden stark pigmentierte *Aegires leuckarti*. Das grösste Exemplar kann als Übergangsstadium zur Form *punctilucens* betrachtet werden (Aufnahme Banyuls, September 1960).
B. Typische *Aegires punctilucens* Form (Aufnahme Banyuls, 14.12.61).
Die Bilder A und B sind im gleichen Masstab vergrössert, Distanz zwischen 2 Marken = 1 mm.

Aegires punctilucens fand ich von 1,7 mm bis 10 mm Länge. Schon das kleinste gefangene Exemplar war vollständig pigmentiert und zeigte leuchtend blaue „Augenflecken". Bei grösseren war die Färbung gelegentlich weniger intensiv, die „Augenflecken" waren dann oft nur hellblau bis grünlich. Die Leuchtkraft scheint mit stärkerer Körperpigmentierung ebenfalls zuzunehmen. Die Lage der „Augenflecken" zeigt eine gewisse Gesetzmässigkeit. Die „primären" Flecken sind folgendermassen gruppiert: je ein Fleck liegt hinter den Rhinophoren und seitlich neben den Kiemen auf den Flanken. Auf der dorsalen Mittelinie findet sich vor und hinter den Kiemen ebenfalls ein Fleck. Grössere Exemplare zeigen zusätzliche „Augenflecken" auf Stirnsegel, Flanken und Schwanz. Immer liegen die „Augenflecken" mehr oder weniger im Zentrum eines kaffeebraunen Farb-

flecks, der keinerlei Tuberkel besitzt. Am fixierten Material sind die „Augenflecken" gar nicht oder nur noch undeutlich erkennbar. Dies macht die Bestimmung toter Aegires fast unmöglich.

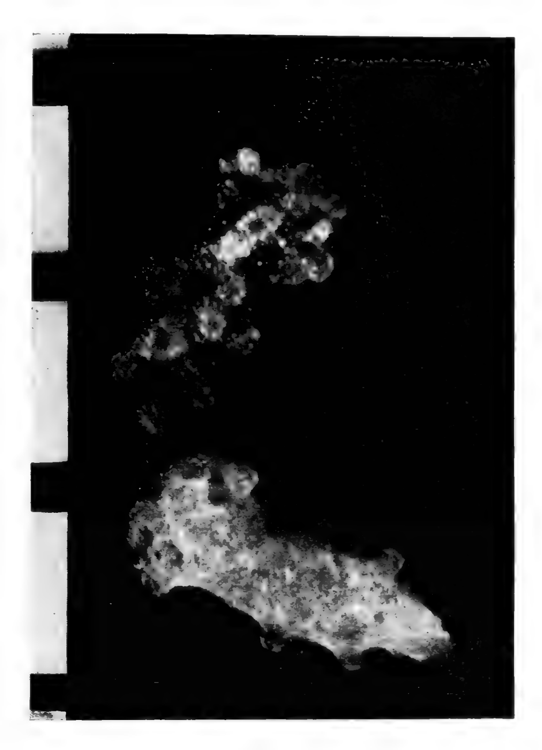


ABB. 2.

Zwei gleichgrosse Exemplare der Form *Aegires punctilucens* und *Aegires leuckarti*. Trotz nur 1,7 mm Länge ist die erstere voll ausgefärbt und zeigt die „Augenflecken". (Aufnahme Banyuls, 3.9.61).

C. Histologische Beobachtungen: Der Vergleich von je drei Schnittserien ergab keine besonderen Resultate. Feine Pigmentkörperchen finden sich meist an der Basis der Epithelzellen, oft dringen sie bis weit ins Bindegewebe vor. Die Grössenordnung dieser Pigmentkörnchen liegt bei wenigen μ. Zerzupft man die Haut so zeigen sie typische Brown'sche Molekularbewegungen und je nach Stellung Farbeffekte von purpur bis grün. Es wäre durchaus möglich, dass die blaue bis grüne Farbe der „Augenflecken" auf physikalische Effekten (Tyndall-Effekt oder Interferenzerscheinungen) beruht, ähnlich wie dies WYSS (1961) für die Blaustrukturen von Trinchesien beschrieben hat. Für eine weitere Abklärung dieser Fragen, wäre es nötig „Augenflecken" am lebenden Tier herauszupräparieren und als Quetschpräparat und in Schnittserien zu analysieren. Wie schon gesagt,

lassen sich vorläufig an histologischen Präparaten von *punctilucens* die Augenflecken nicht mehr lokalisieren.

Radula und Kieferpräparate der beiden Formen zeigen gegenüber den Literaturangaben keine nennenswerten Unterschiede:

	Reihen	Zähne
Aegires leuckarti	— 13	12, 0, 12 — 13, 0, 13
Aegires punctilucens	— 16	15, 0, 15 — 16, 0, 16
Literaturangaben :		
Aegires leuckarti	— 25	15, 0, 15 — 20, 0, 20
Aegires punctilucens	— 25	20, 0, 20

Diskussion

Alle wesentlichen Bestimmungsmerkmale, wie Radula, Kiefer, Genitalsystem der beiden Formen stimmen in engen Grenzen überein, das heisst, sie liegen im natürlichen Variationsbereich. Vorläufig ist als einziges Unterscheidungsmerkmal die deutlich verschiedene Färbung zu betrachten. Sowohl bei der Diagnose von D'ORBIGNY *(Aegires punctilucens)* als auch VÉRANY *(Aegires leuckarti)* wird nur von den äusseren Merkmalen gesprochen.

Ein Passus in der Diagnose von *Aegires leuckarti* stimmt einem jedoch misstrauisch: « manteau d'un brun-jaunâtre clair sur les bords, plus obscur au centre, marbré de tâches et de points bruns ». Mit diesen „Tâches brunes" könnten natürlich auch die typischen kaffeebraunen Flecken gemeint sein. Ein Exemplar, das der Diagnose VÉRANY'S ziemlich entspricht, habe ich im Mai 1964 in Banyuls gefunden. Eine genaue Beobachtung ergab jedoch, dass im Farbfleck hinter den Kiemen ein verwaschen blauer Augenfleck vorhanden war. Von blossem Auge war er nicht sichtbar, erst mit der Binokularlupe liess er sich erkennen. Es wäre also durchaus möglich, dass mit den qualitativ schlechteren Hilfsmitteln des vergangenen Jahrhunderts gewisse Details übersehen wurden.

PRUVOT (1954) entscheidet das Problem der beiden Formen mit folgenden Sätzen: « Ces deux formes ont toujours été regardées comme distinctes; mais j'ai eu à Banyuls non seulement les deux, mais un bon nombre d'intermédiaires, ainsi de très jeunes *leuckarti.* Aussi la synonymie ne me paraît-elle pas douteuse. L'accroissement de la taille va sensiblement de pair avec l'augmentation de la pigmentation et en dernier lieu se forment les taches brun foncé avec un point

vert clair, ocelliforme, dans les parties creuses.» Wie die Funde in Banyuls, Villefranche und Neapel zeigen ist diese Aussage fehlerhaft.

A. Die Pigmentierung der Aegires ist keinesfalls von der Grösse abhängig, wir finden bei allen Grössenstadien kaum bis stark pigmentierte Tiere.

B. Das kleinste bis heute gefundene, als *Aegires punctilucens* ansprechbare Exemplar (1,7 mm Länge) war genau wie ein Adulttier pigmentiert und hatte leuchtend blaue „Augenflecken“ (Abb. 2).

C. Die „Augenflecken“ sitzen nicht in Vertiefungen; die tuberkelfreien Zonen mit ihrer typischen kaffeebraunen Färbung sind konvex bis eben.

TABELLE 2

Übersicht über die Funde von Aegires punctilucens *und* leuckarti

Autor	Jahr	Lokalität	Aegires leuckarti		Aegires punctilucens	
			Anzahl	Grösse	Anzahl	Grösse
’Orbigny	1837	Atlantik	—	—	1	10 mm
orbes	1840	Atlantik	—	—	×	?
ovén	um 1845	Nordsee	—	—	×	12 mm
lder and Hancock	1845/55	Atlantik	—	—	×	12—18 mm
érany	1853	Mittelmeer Nizza	×	?	—	—
lesse	1872	Atlantik Bretagne	×	3—5 mm	—	—
ergh/Lovén	1865/80	Nordsee	—	—	2	7,5 mm
ergh/Graeffe	1880	Mittelmeer Triest	3	9—10 mm	—	—
ayssière	1881/1901	Mittelmeer	8	5—8 mm	2	3—5 mm
hering	1888	Neapel	×	?	×	?
ayssière	1913	Atlantik/Mittelmeer	×	5—8 mm	×	3—18 mm
ortmann	1956/58	Mittelmeer	×	2—9 mm	×	3—7 mm
læfelfinger	1957/59	Mittelmeer Villefranche	92	1—10 mm	1	3 mm
laefelfinger	1959/67	Mittelmeer Banyuls	84	1—10 mm	8	1,5—10 mm
chmekel	1963/67	Mittelmeer Neapel	188	1—8 mm	30	3—10 mm

BERGH (1880) führt als einziges anatomisches Merkmal der beiden Formen die unterschiedlichen Penishaken ins Feld. Er fand bei *punctilucens* gekrümmte, relativ massige Haken, bei *leuckarti* hingegen schlanke, fast gerade. Da er nicht gleich grosse Exemplare untersuchte, könnte dieser Unterschied altersbedingt sein. VAYSSIÈRE fand keinerlei Unterschiede bezüglich der Penisbewaffnung. Betrachtet man das Verbreitungsgebiet der beiden Formen, so zeigt sich, dass *punctilucens* hauptsächlich im Atlantik, *leuckarti* hingegen in erster Linie im Mittelmeer gefunden wird. Im Atlantik wird *punctilucens* wesentlich grösser als im Mittelmeer, der Körper ist bei grösseren Tieren auch wesentlich mehr strukturiert (warziger). Erstaunlich bleibt, dass vom Atlantik nur wenig Funde von *leuckarti* bekannt und kaum kleine Exemplare von *punctilucens* gefunden wurden.

VORLÄUFIGE HYPOTHESE

Bei *Aegires punctilucens* und *Aegires leuckarti* handelt es sich um Farbvarianten der Art *punctilucens*. Die Bildung der „Augenflecken" ist möglicherweise abhängig von der Stärke der Pigmentierung. Nur kräftig pigmentierte Tiere zeigen, unabhängig von ihrer Körpergrösse, die tiefblauen „Augenflecken", bei schwächer pigmentierten Exemplaren sind diese Flecken nur hellblau bis grünlich. Die Pigmentierung könnte durch das Futter oder den Ernährungszustand bedingt sein, wie dies bezüglich der allgemeinen Körperfärbung bei anderen Opisthobranchiern möglich ist (z. B. *Bosellia mimetica*, *Favorinus branchialis*, *Spurilla neapolitana*). Farbdias, welche die verschiedenen Pigmentierungen der Aegires-Formen zeigen, können beim Verfasser eingesehen werden.

SYNONYMIE

Polycera punctilucens, D'ORBIGNY 1837; *Aegires leuckarti*, VÉRANY 1853; *Doris maura*, FORBES 1840; *Aegires punctilucens*, LOVÉN 1845; *Polycera punctilucens*, THOMPSON 1845; *Polycera hispida*, HESSE 1872; *Polycera horrida*, HESSE 1872; *Aegires leuckarti*, VAYSSIÈRE 1901; *Aegires punctilucens*, VAYSSIÈRE 1901.

Bemerkung: In Neapel wurden von SCHMEKEL 9 Exemplare einer Aegires-Form gefunden, welche möglicherweise zu *Aegires sublaevis* Odhner 1932 gehört. Die endgültige Bestimmung steht noch aus.

LITERATURVERZEICHNIS

ALDER, J. and A. HANCOCK. 1845/55. *A Monograph of the British Nudibranchiate Molluscs, Part I-VII*, London.

BERGH, R. 1880. *Beiträge zu einer Monographie der Polyceraden II*. Verh. Zool. Bot. Ges. Wien 30: 629-668.

BÜRGIN-WYSS, U. 1961. *Die Rückenanhänge von Trinchesia coerulea.* Rev. Suisse Zool. 68: 461-582.

FORBES, E. 1840. *On some new and rare British Mollusca*, Ann. Mag. Nat. Hist. 15: 103.

HAEFELFINGER, H. R. 1960. *Catalogue des Opisthobranches de la Rade de Villefranche-sur-Mer et ses environs.* Rev. Suisse Zool. 67: 323-351.

HESSE, E. 1872. *Diagnose de Nudibranches nouveaux des côtes de Bretagne.* J. Conch. Paris 20: 345-349.

IHERING, H. V. 1888. *Beiträge zur Kenntnis der Nudibranchier des Mittelmeeres II. Die Polyceraden.* Malakozool. Blätter (N.F.) 2: 12-48.

LOVÉN, S. 1845. *Om nordiska hafsmollusker.* Oefversigt Kongl. Vet. Akad. Förh. f. 1844: 48-53.

ORBIGNY, A. d'. 1837. *Mémoire sur des espèces et sur des genres nouveaux de l'ordre des Nudibranches.* Mag. Zool. 7: 1-16.

PRUVOT-FOL, A. 1954. *Mollusques Opisthobranches.* Faune de France 58: 460 p.

SCHMEKEL, L. 1968. *Ascoglossa, Notaspidea und Nudibranchia im Litoral des Golfes von Neapel.* Rev. Suisse Zool. 75: 103-155.

THOMPSON, W. 1845. *Additions to the Fauna of Ireland.* Ann. Mag. Nat. Hist. 15.

VAYSSIÈRE, A. 1901. *Recherches sur des Mollusques Opisthobranches* du Golfe de Marseille. Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille 6: 1-130.

— 1913. *Mollusques de la France Vol. 1.* Paris.

VÉRANY, J. B. 1853. *Catalogue des Mollusques des environs de Nice.* J. Conch. Paris 4: 375-392.

WIRZ-MANGOLD, K. et U. WYSS. 1958. *Opisthobranches.* Faune marine des Pyrénées orientales, 3: 71 p.

N° 27. **Gérard de Haller.** — Morphogenèse expérimentale chez les Ciliés: II. Effets d'une irradiation UV sur la différenciation des cils chez *Paramecium aurelia*.[1] (Avec 2 planches)

Institut de Zoologie de l'Université de Genève.

RÉSUMÉ

Des cellules survivant à une forte irradiation UV présentent encore après de nombreux cycles de division une anomalie des structures ciliaires. Alors que les cinétosomes restent tout à fait normaux, les cils, dont la membrane est gonflée, ont perdu leur structure fibrillaire « 9+2 » typique. Les vésicules alvéolaires sont absentes. La nature de ces altérations et leur origine génétique sont discutées.

[1]) Ce travail a été exécuté grâce à un subside du Fonds National Suisse de la Recherche Scientifique et l'aide de la Donation G. et A. Claraz. Je tiens à exprimer ici à Monsieur le Professeur M. Fischberg ma très vive gratitude pour les locaux et le matériel mis à ma disposition, et pour ses conseils judicieux et bienvenus.

Introduction

Les structures ciliaires et infraciliaires de la Paramécie (cils, cinétosomes, vésicules alvéolaires, cinétodesmes et autres fibres, sacs parasomals, trichocystes) forment ce qu'on appelle le cortex de ce Cilié. L'intérêt de ce matériel biologique consiste dans l'indépendance génétique que lui attribuent bien des auteurs. (Chatton et Lwoff 1931, lwoff 1950, Went 1966). La présence d'ADN dans les cinétosomes ou à leur proximité immédiate (Smith-Sonneborn et Plaut 1967) donnent un certain poids à cette hypothèse. Cependant l'origine nucléaire, c'est-à-dire génique, de l'information génétique responsable de la formation du cortex, a été mise en évidence à plusieurs reprises (Preer 1959, Maly 1960, Hanson 1962 de Haller 1964, 1965).

Le développement des trichocystes a pu être démontré clairement (Ehret et de Haller, 1963, Yusa 1963). Il s'agit d'une épigenèse qui a lieu dans le cytoplasme profond. Les trichocystes achevés viennent se mettre en place à des endroits définis du cortex (de Haller 1968).

La formation des cinétosomes est beaucoup plus controversée, de même que l'origine de l'information génétique qui la dirige. Plusieurs publications montrent des cinétosomes nouveaux ou en formation (Bradbury et Pitelka 1965, Dingle et Fulton 1966). Ce qui paraît établi, c'est que ces corpuscules, homologues des centrioles, ne sont pas constitués dans le cytoplasme profond, mais à la surface, à proximité immédiate de cinétosomes pré-existants, et cela d'une manière très rapide. Les cinétosomes sont à l'origine du développement des cils, ainsi que de nombreuses études l'ont établi (voir Dingle et Fulton 1966).

Dans le présent travail, il est montré qu'une irradiation UV subléthale n'altère pas la formation des cinétosomes. Mais les cils que produisent les cinétosomes de cellules irradiées sont parfois aberrants dans leur forme et dans leur structure.

Matériel et Méthodes

Souche: *Paramecium aurelia* var 4, stock 51.

Milieu: infusion de « Cerophyl » à pH neutre, bactérisée avec *Aerobacter aerogenes*.

Irradiation: lampe germicide Westinghouse « Sterilamp » type G15T8, émettant des rayons UV dans la région de 2537 Å. 1 ml de culture est étalé sur le fond d'un Pétri et placé sous la source de radiation à 50 cm de celle-ci pendant 5 minutes ce qui équivaut à une irradiation de 2/1000 μW par cellule. L'irradiation est léthale à 94%.

Les survivants sont isolés et formeront des clônes. Fixation de cellules individuelles prélevées dans ces clônes après 15 divisions cellulaires.

Fixation: acide osmique 2% tamponné à pH 7 par le véronal-acétate pendant une heure à la température ordinaire.

Uranyl-acétate pendant deux heures

Désydration par l'acétone

Inclusion au Vestopal W, polymérisation à 65°C pendant 48 heures.

Coupes faites sur des microtomes Porter-Blum et Leitz avec des couteaux de verre.

Microscopie électronique sur des instruments RCA EMU3D ou Hitachi HS-7S.

Résultats

Cinétosomes et structures annexes

Dans mes séries d'irradiation aucun clone survivant ne montre d'altération quelconque des cinétosomes. Même les cellules dont les cils sont anormaux ont des cinétosomes normaux. Les systèmes fibrillaires annexes (cinétodesme etc.) sont présents et leur disposition ne se distingue en rien de celle des cellules ordinaires (planche I, fig. 2 et 3).

Cils

Dans certains clones survivants les cellules nagent extrêmement lentement. A l'examen microscopique on voit que leurs cils sont mal formés. Le phénomène le plus frappant est l'absence des « 9+2 » fibres ciliaires longitudinales. Elles sont remplacées par des structures désordonnées, souvent concentriques, en contact avec l'extrémité distale du cinétosome (planche II). Le cil lui-même est enflé en vésicule volumineuse, subsphérique (planche II, fig. 5,6,7) ou plus souvent en forme de cuiller (planche II, fig. 4 et 7). Des granules identiques au ribosomes du cytoplasme s'y trouvent disséminés.

A cette anomalie des cils s'associe celle des vésicules péribasales qui paraissent être absentes (planche II). La disposition hexagonale des alvéoles ciliaires subsiste cependant (planche I, fig. 2 et 3). On observe alors autour de la base des cils un espace péri-basal ouvert au lieu des vésicules. En outre, la figure 4 (planche II) montre un sac parasomal difforme et hypertrophié.

Discussion

Une altération physiologique ou morphologique subséquente à une irradiation UV peut avoir deux causes distinctes. La mieux connue est la mutation génique

C'est aussi la plus probable lorsque la longueur d'onde employée correspond au maximum d'absorption des acides nucléiques. Mais rien n'exclut une action directe de ces rayons sur le cytoplasme, ou dans le cas présent sur le cortex cellulaire. La récente mise en évidence d'ADN dans les cinétosomes (SMITH-SONNEBORN et PLAUT 1967) parle au contraire en faveur d'une telle action. Selon WENT (1966) l'information génétique du cinétosome est assez abondante pour diriger la formation de diverses structures corticales. Si c'était le cas, de réelles mutations cistroniques survenues dans les cinétosomes devraient provoquer des formes ou des degrés divers de malformations. L'uniformité de l'anomalie héréditaire que nous avons observée dans le cortex prouverait plutôt une modification de l'information génétique centrale, c'est-à-dire nucléaire.

Un test permettant de déceler une mutation génique chez la Paramécie consiste à lui faire subir l'autogamie. Dans l'expérience présentée ici, toutefois, la possibilité d'une régénération macronucléaire pendant l'autogamie n'a pas pu être exclue, par défaut de marqueurs géniques définis. Cela rendait le test par l'autogamie sans valeur. L'origine — nucléaire ou corticale — de la modification observée reste donc indéterminée.

Quoi qu'il en soit, on constate que dans les cellules qui ont survécu à l'irradiation les cinétosomes sont tous normaux. Dans les structures annexes en revanche les cils sont fondamentalement altérés par la disparition de leur structure fibrillaire typique. Les structures membranaires superficielles (membrane des cils et membranes des vésicules alvéolaires) sont déformées ou absentes. L'altération des deux sortes de membranes pourrait avoir la même cause. Une modification de leur perméabilité pourrait en effet provoquer le gonflement des cils et des vésicules alvéolaires, ces dernières éclatant soit avant, soit pendant la fixation de la cellule.

La permanence de ces anomalies à travers de nombreuses générations cellulaires prouve leur origine génétique. (Il ne peut s'agir, à ce niveau ultrastructurel, de « Dauermodifikationen »). D'autres essais tenteront d'établir la localisation de l'information atteinte.

ZUSAMMENFASSUNG

Paramecien, die einer starken UV-Bestrahlung überleben, zeigen noch nach zahlreichen Teilungszyklen eine Anomalie in der Cilienstruktur. Während die Kinetosomen völlig normal bleiben, haben die Cilien ihre typische Fibrillenstruktur « 9+2 » verloren. Ausserdem sind sie stark angeschwollen. Die Alveolarbläschen fehlen. Das Wesen und der genetische Ursprung dieser Veränderungen werden diskutiert.

SUMMARY

After a strong UV-irradiation, surviving clones of *Paramecium aurelia* show a structural alteration of their cilia, even after many division cycles. While the kinetosomes look quite normal, the cilia are swollen and miss their typical "9+2" fibrillar structure. The peri-basal vesicles are lacking. The nature of these alterations, as well as their genetic origin, are discussed.

BIBLIOGRAPHIE

BRADBURY, Ph. et D. PITELKA. 1965. *Observations on kinétosome formation in an Apostome Ciliate.* J. de microsc. 4,6: 805-810.

CHATTON, E. et M. LWOFF. 1931. Compt. rend. Acad. sci. 193: 670.

DINGLE, A. D. et C. FULTON. 1966. *Development of the flagellar apparatus in Naegleria.* J. Cell. Biol. 31,1: 43-55.

EHRET, C. F. et G. DE HALLER. 1963. *Origin, development, and maturation of organelles and organelle systems of the cell surface in Paramecium.* J. Ultrastructure Research: suppl. 6.

DE HALLER, G. 1964. *Altération expérimentale de la stomatogenèse chez P. aurelia.* Revue Suisse de Zoologie. 71,3: 592-600.

— 1965. *Sur l'hérédité de caractéristiques morphologiques du cortex chez P. aurelia.* Arch. zool. expér. gén., 105: 169-178.

— 1968. *Morphogenèse expérimentale chez les Ciliés : III : effets d'une irradiation UV sur la différenciation des trichocystes chez P. aurelia.* Sous presse.

HANSON, E. D. 1962. *Morphogenesis and regeneration of oral structures in P. aurelia.* J. exp. zool. 150: 45-68.

LWOFF, A. 1950. *Problems of morphogenesis in Ciliates.* Wiley. New York.

MALY, R. 1960. *Die Normalisierung genetisch bedingter Defekte der Zelltrennung bei P. aurelia durch Sauerstoffmangel und Kohlenmonoxyd.* Z. Vererbungslehre, 91: 226-236.

PREER, J. R. 1959. *Nuclear and Cytoplasmic differenciation in the Protozoa,* dans *Developmental Cytology,* éd. par D. Rudnick, Ronald Press, New York: 3-20.

SMITH-SONNEBORN, J. et W. PLAUT. 1967. *Evidence for the presence of DNA in the pellicle of Paramecium.* J. Cell Science, 2: 225-234.

WENT, H. A. 1966. *The behaviour of centrioles and the structure and information of the achromatic figure.* Protoplasmatologia VI G1.

YUSA, A. 1963. *An electron microscope study on regeneration of trichocysts in P. caudatum.* J. Protozool. 10: 253.

PLANCHE I

Fig. 1.

Coupe transversale d'une Paramécie, montrant une partie du cortex, anormal.
Grossissement final: 20 000 x.
cs, cinétosomes, *c*, cils malformés, *epb*, espace péri-basal.

Fig. 2 et 3.

Coupes presque tangentielles.
Les cinétosomes et leurs structures annexes sont normaux,
mis à part, les vésicules alvéolaires et les cils.
Grossissement final: 15 000 x.
a, alvéoles (se confondant avec les espaces peri-basaux); *c*, cils anormaux;
cs, cinétosomes; *cd*, cinétodesmes.

PLANCHE II

Fig. 4.

Aspect typique des cils malformés.
Les fibres ciliaires « 9+2 » sont remplacées par un système membraneux désordonné.
Noter l'absence de vésicules alvéolaires.
Le cil du milieu présente un sac parasomal atypique.
Grossissement final: 30 000 x. *sp*, sac parabasal atypique; *f*, système « fibrillaire » atypique.

Fig. 5.

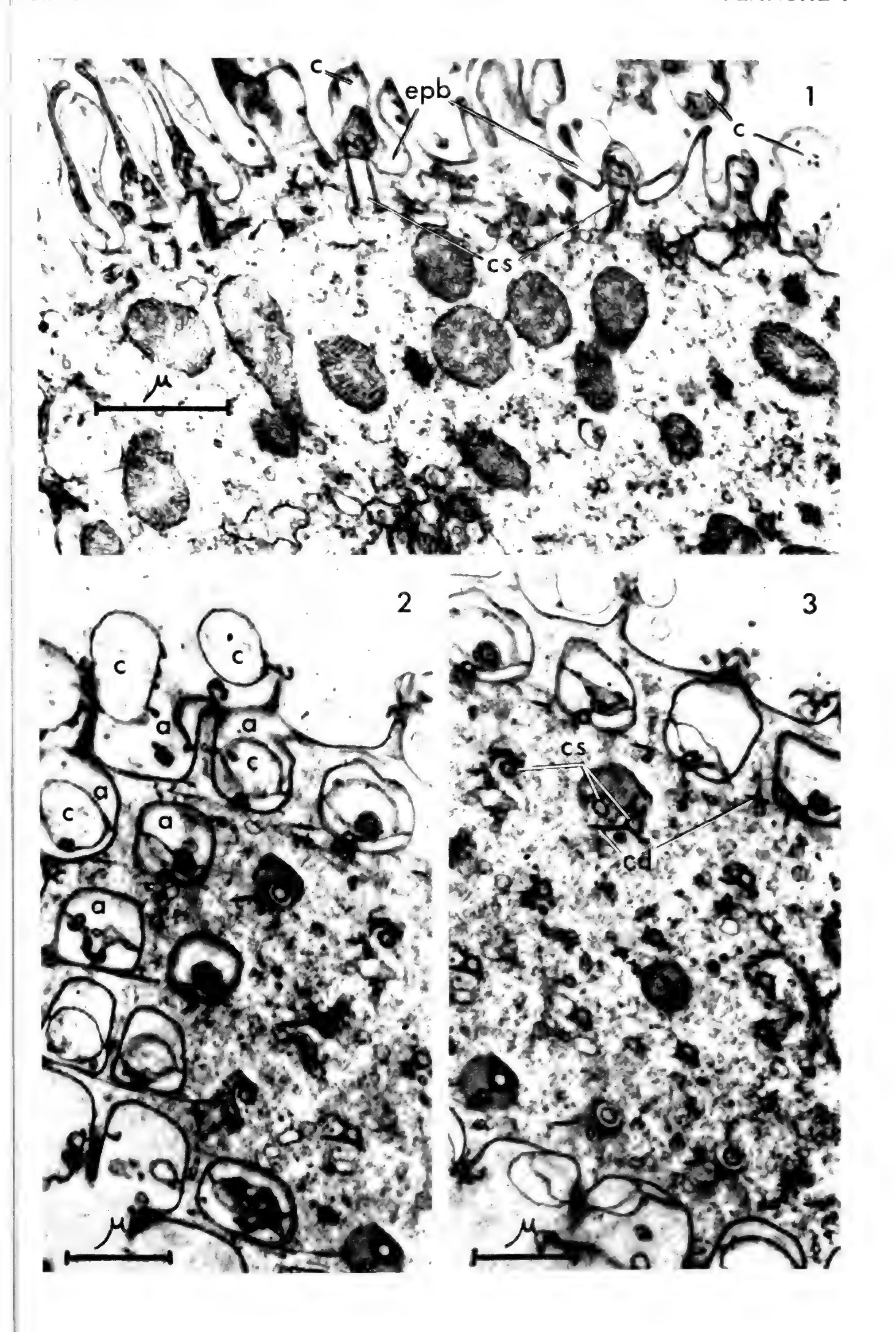
Coupe oblique d'une cellule semblable.
Grossissement final: 30 000 x.

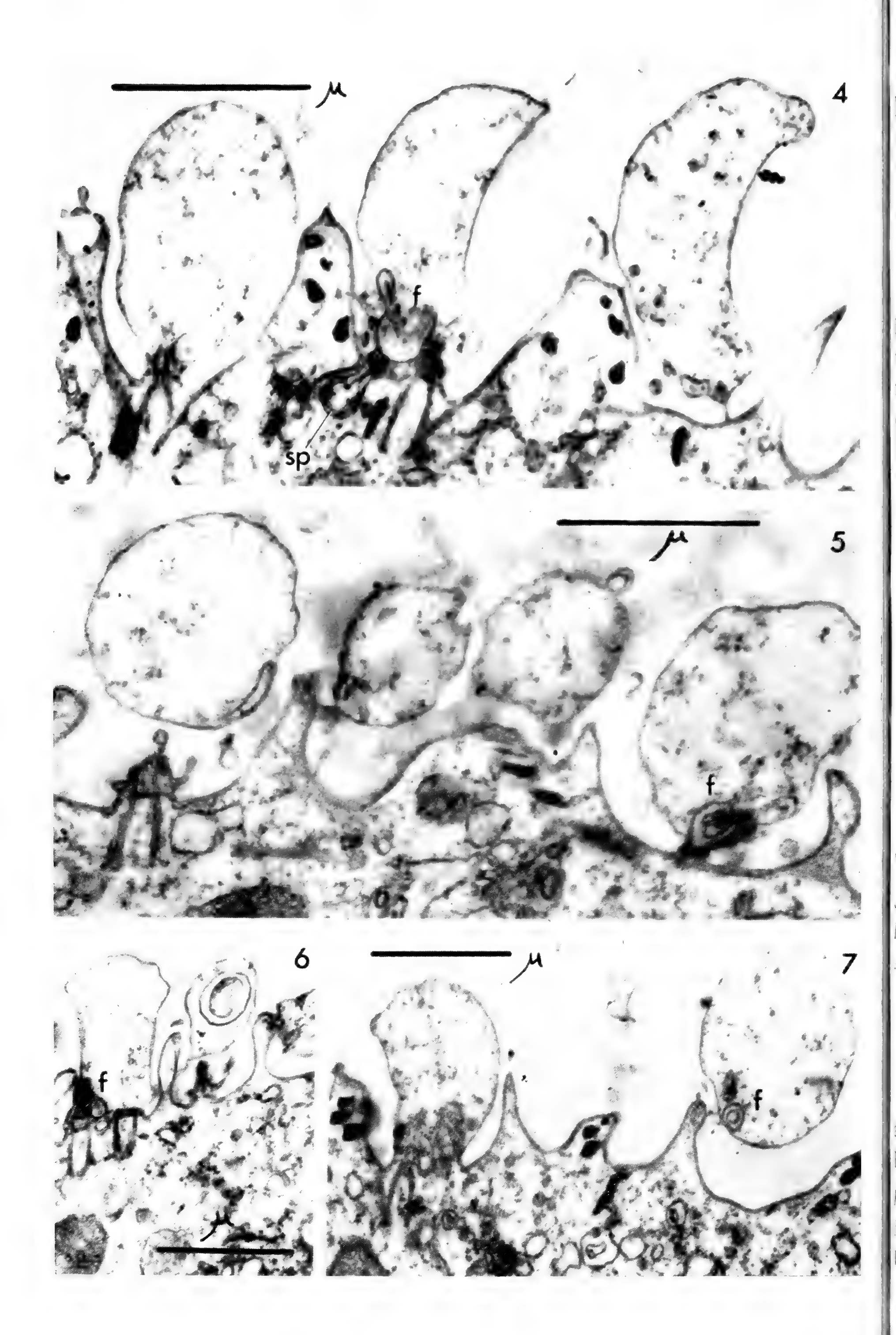
Fig. 6.

Coupe longitudinale montrant à gauche les deux cinétosomes d'un même alvéole.
Les deux cils correspondants sont fusionnés en un seul.
Grossissement final: 20 000 x.
f, système « fibrillaire » rêsiduel.

Fig. 7.

Autre exemple caractéristique.
Grossissement final: 20 000 x.


1
c
epb
c
cs
μ
2
c
c
a
a
c
a
c
a
a
μ
3
cs
cd
μ


μ
4
f
sp
μ
5
f
6
f
μ
μ
7
f

N° 28. **H. Hirsiger** und **G. Wagner.** — Vergleich der Orientierungs- und Heimkehrleistungen verschiedener Altersgruppen von Brieftauben. (Mit 7 Textabbildungen)

Zoologisches Institut der Universität Zurich.

Die Fähigkeit der Brieftauben, aus unbekannten Gebieten über grosse Strecken heimzufinden, ist angeboren. Die Orientierungs-und Heimkehrleistungen werden von verschiedenen Faktoren beeinflusst. Wallraff (1959) untersuchte den Einfluss der Erfahrung anhand einer grossen Anzahl von Experimenten, welche unter den besonderen topographischen Bedingungen Norddeutschlands durchgeführt worden waren.

In unseren Versuchen wurden drei verschiedene Altersgruppen von Brieftauben in bezug auf den zeitlichen Ablauf der Anfangsorientierung und die Heimkehrleistung miteinander verglichen. Im Hinblick auf geplante weitere Untersuchungen ist es von praktischer Bedeutung zu wissen, wie stark sich bei den von uns verwendeten Stämmen und unter den topographischen Bedingungen unseres Landes Tauben verschiedenen Alters voneinander unterscheiden und ob sie bei Orientierungsversuchen allenfalls innerhalb desselben Kollektivs eingesetzt werden können, ohne dass die Resultate stark verfälscht werden.

Die Versuchstauben

Es standen uns insgesamt 78 Tauben des Schlages von U. Frei in Thalwil zur Verfügung. Es wurden folgende Altersgruppen gebildet:

Jungtauben: Alter zu Beginn der Versuche: ca 2 Monate; am Ende: 4 Monate
Einjährige: erfahrene Wettflugtauben, im Vorjahr geschlüpft
Alttauben: erfahrene Wettflugtauben, mindestens 2 Jahre alt

Methode

Die gleichen Tauben wurden im August und September 1967 je 18 mal an sonnigen Tagen von sechs verschiedenen Orten aufgelassen. Wir wählten drei Entfernungsstufen auf einer ungefähren West-Ost-Achse (Abb. 1):

Kurzstrecken: 17 km W und 18 km E (Boswil und Wetzikon).
Mittelstrecken: 42 km W und 53 km E (Wauwil und Bürglen).
Weitstrecke: 111 km W (Müntschemier).

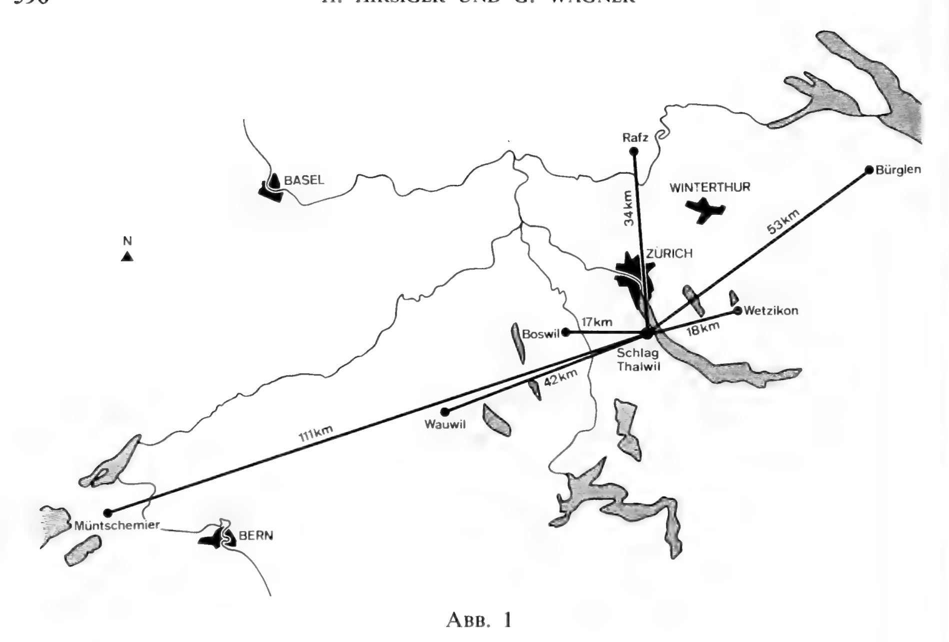


ABB. 1

Geographische Ubersicht über die Lage des Schlages und der Auflassplätze

Die Tauben wurden abwechslungsweise von West und von Ost aufgelassen: zuerst je dreimal auf den beiden Kurzstrecken, anschliessend vier bzw. fünfmal auf den Mittelstrecken und zweimal auf der Weitstrecke (Reihenfolge der Auflassungen s. Abb. 6). Zusätzlich wurde eine „ Querauflassung " aus 33 km Nord durchgeführt (Auflassung Nr. 16). Pro Kollektiv wurden jeweils zwischen 8 und 16 Tauben eingesetzt. Die Anzahl der Jungtauben nahm im Verlaufe der Versuche infolge von Verlusten ständig ab. Die Tauben wurden einzeln aufgelassen und mit einem Fernrohr bis zum Verschwinden verfolgt. Es wurden folgende Grössen gemessen:

a) *Die Richtungen* alle 20 bzw. 30 Sekunden; für die Auswertung vgl. WAGNER (1968)

b) *die Sichtzeit*, d.h. die Zeit vom Abflug bis zum Verschwinden eines Tieres. Wir bildeten 10 Klassen relativer Sichtzeiten:

Klasse = relative Sichtzeit	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
absolute Sichtzeit in Minuten	≤ 3	≤ 4	≤ 5	≤ 6	≤ 7	≤ 8	≤ 10	≤ 12	≤ 15	> 15

c) *die Heimkehrleistung* auf Grund der Heimkehrschnelligkeit (Luftlinie/Flugzeit). Auch hier wurden Klassen gebildet (nach SCHMIDT-KOENIG, 1964, und WALLRAFF, 1959):

Heimkehrleistung	7	6	5	4	3	2	1	0
Heimkehr-schnelligkeit (km/h)	≥60	≥48	≥36	≥24	≥12	<12 Auflass tag	Heimkehr später	verloren

VERSCHWINDERICHTUNGEN

Abb. 2 zeigt die prozentuale Verteilung der Verschwinderichtungen sämtlicher Auflassungen, bezogen auf die jeweilige Heimrichtung als Nullrichtung. Die Länge des mittleren Vektors als Mass für die Streuung liegt bei allen drei Kollektiven weit über der Signifikanzgrenze für Zufallsverteilung (RAYLEIGH-Test, nach BATSCHELET, 1965). Dies bedeutet, dass die Tiere aller drei Altersgruppen nicht irgendwo verschwanden, sondern eine bestimmte Richtung bevorzugten. Dabei besteht eine positive Beziehung zur Heimrichtung: die mittlere Richtung stimmt bei den Einjährigen und Alttauben praktisch mit der Heimrichtung überein und weicht auch bei den Jungtauben nur um 24° davon ab. (vgl. Tab. 1). Zwischen allen Kollektiven bestehen in der Verteilung der Richtungen gesicherte Unterschiede (X_2-Test: $0{,}02 < P < 0{,}05$), welche entweder nur die Streuung (zwischen

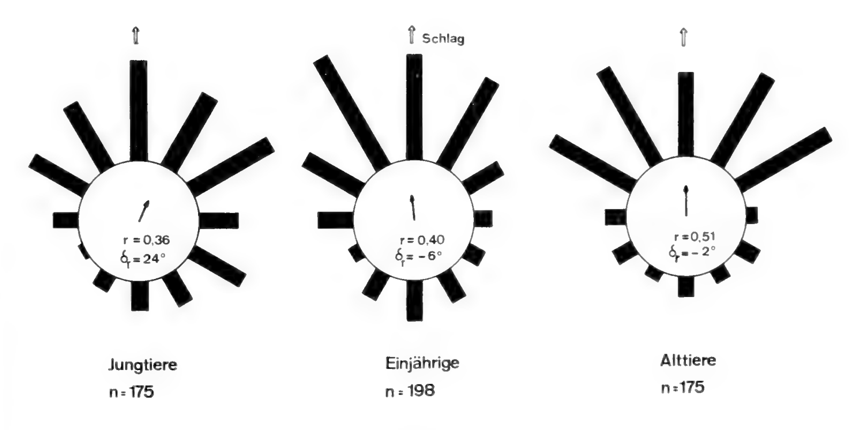


ABB. 2

Prozentuale Verteilung der Verschwinderichtungen sämtlicher Auflassungen (ohne „Querauflassung" Nr. 16), bezogen auf die jeweilige Heimrichtung als Nullrichtung

Alttauben und Einjährigen) oder nur die Richtung des mittleren Vektors (zwischen) Jungtauben und Einjährigen) oder beide Kriterien (zwischen Jung- und Alttauben) betreffen.

TAB. 1

Mittlere Vektoren der Verschwinderichtungen sämtlicher Auflassungen (ohne Querauflassung Nr. 16)

Kollektiv	n	Länge r des mittl. Vektors *	P (Rayleigh-Test für Zufallsverteilung)	Abweichung δ_r des mittl. Vektors von der Heimrichtung	Heimkomponente h*
Jungtauben	148	0,36	<0,0001	24°	0,33
Einjährige	198	0,40	<0,0001	—6°	0,40
Alttauben	175	0,51	<0,0001	—2°	0,51

* vgl. WAGNER (1968)

Bei den verschiedenen Auflassungen und Orten herrschte eine grosse Variabilität. Im gesamten waren die Verschwinderichtungen bei den Alttauben am wenigsten gestreut und am besten heimgerichtet. Ebenso zeigten sich hier die geringsten Schwankungen zwischen den Auflassungen. Bei den Jungtauben hingegen streuten die Richtungen am stärksten und wichen am meisten von der Heimrichtung ab. Die Verschwinderichtungen der Einjährigen streuten zwar stärker als bei den Alttauben, waren jedoch ebenso gut heimgerichtet.

ZEITLICHER ABLAUF DER RICHTUNGNAHME

Nach KRAMER (1953 und 1957) und SCHMIDT-KŒNIG (1966 b) besitzen die Brieftauben schon innert kurzer Zeit nach dem Abflug Informationen über die einzuschlagende Richtung. Bei unseren Versuchen stellten wir nun öfters die Auswirkungen ablenkender Faktoren auf die Richtungnahme fest. Diese waren vor allem in den ersten 1-2 Minuten nach dem Start deutlich sichtbar. In Abb. 3 sind die Richtungen der Einjährigen am Auflassplatz Bürglen (Mittelstrecke Ost) nach 20, 60, 120 Sek. und beim Verschwinden eingetragen. Auffallend ist der starke Anteil von Werten in der heimabgewandten Kreishälfte besonders am Anfang der Richtungnahme. Wir interpretieren dies einerseits als Auswirkung eines Richtungstrainings durch die jeweils vorangegangene Auflassung aus der „Gegenrichtung“ (vgl. WALLRAFF, 1959; GRAVE, 1965). Andrerseits ist wohl im vorliegenden Falle die anziehende Wirkung der benachbarten Ortschaften Bürglen, Mauren und Berg im Spiel. Solche Einflüsse zeigten sich an den einzelnen Orten

und bei den drei Kollektiven in verschiedenem Ausmass. In den meisten Fällen wurden jedoch starke Anfangsabweichungen von der Heimrichtung bis zum Verschwinden weitgehend korrigiert.

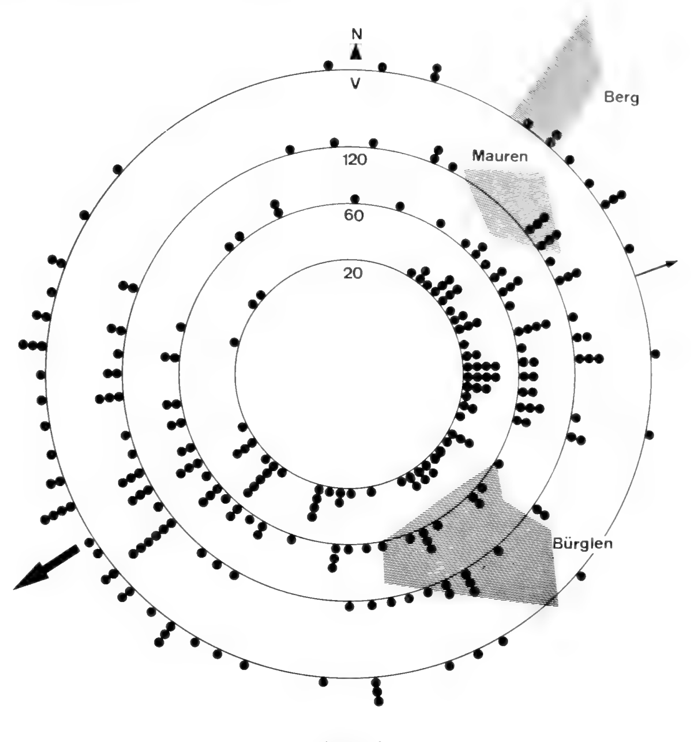


Abb. 3

Verteilung der Richtungen der Einjährigen nach 20, 60, 120 Sekunden und beim Verschwinden (V) am Auflassplatz Bürgeln (Mittelstrecke Ost, 5 Auflassungen). Grosser Pfeil: Heimrichtung; kleiner Pfeil: Richtung der jeweils vorangegangenen Auflassung.

Heimkehrleistung

In Abb. 4 sind die mittleren relativen Heimkehrleistungen auf die Reihenfolge der Versuche bezogen. Die Jungtauben zeigten die deutlichste Leistungssteigerung. Bis zur sechsten Auflassung lag ihre mittlere Heimkehrleistung immer unter derjenigen der beiden älteren Kollektive, was sowohl durch Verluste als auch durch kleinere Heimkehrschnelligkeiten bedingt ist. Von Auflassung 7 an waren sie jedoch den Einjährigen und Alttieren ebenbürtig. Da die Auflassungen 7 und 8 von bisher unbekannten Orten und aus bedeutend grösseren Entfernungen erfolgten (erste Mittelstreckenflüge), dürfte die Leistungssteigerung im wesentlichen der bei den ersten Auflassungen erworbenen allgemeinen Flugerfahrung (im Sinne Wallraffs, 1959) zuzuschreiben sein. Bei den Weitstreckenflügen (Auflas-

sungen 13 und 17) hingegen sind die Jungtauben den beiden anderen Kollektiven wieder deutlich unterlegen. Möglicherweise ist dies die Folge einer noch nicht voll entwickelten körperlichen Leistungsfähigkeit, vielleicht auch eines geringeren Heimkehrdranges.

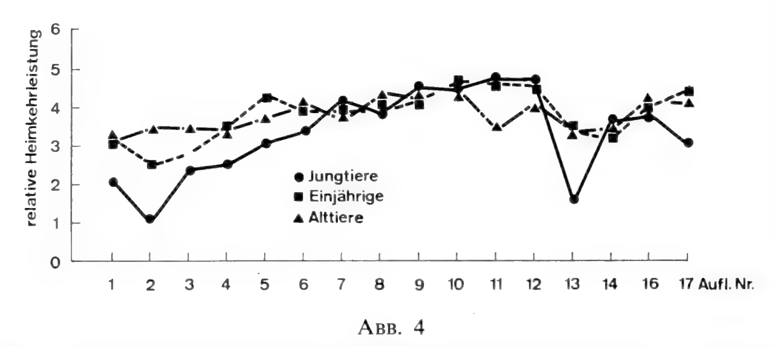


Abb. 4

Mittlere relative Heimkehrleistungen (nach Klassen) bei den einzelnen Auflassungen

Alttauben und Einjährige unterschieden sich in bezug auf die Heimkehrleistung im allgemeinen nicht stark voneinander (Abb. 5). Die grössten Unterschiede ergaben sich bei Auflassung 2, wo vermutlich gewitterhaftes Wetter die Ursache der schlechteren Leistung der Einjährigen war, sowie erstaunlicherweise bei Auflassung 11: Obschon die Tiere damals zum drittenmal vom gleichen Ort (Mittelstrecke West) flogen, erreichten die Alttauben einen bedeutend schlechteren Durchschnitt als die Einjährigen und Jungtauben. Wir fanden keine Ursache für diesen Leistungsabfall.

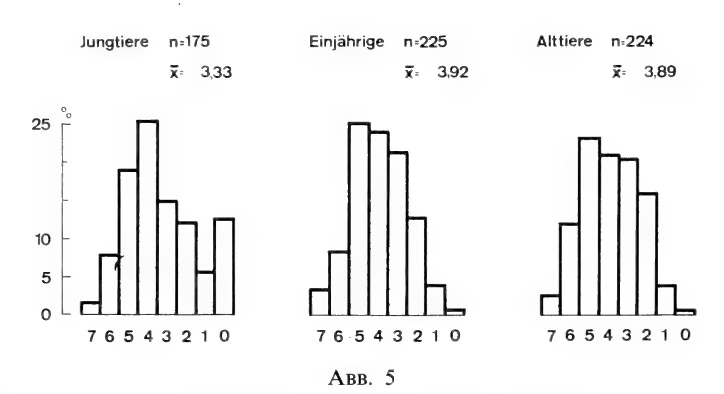


Abb. 5

Prozentuale Verteilung der Heimkehrleistungen aus allen Auflassungen nach Klassen (inkl. " Querauflassung Nr. 16)

Verluste: Bei den Jungtauben gingen insgesamt 27 von 34 eingesetzten Tieren verloren, bei den Einjährigen und Alttauben hingegen nur je ein Tier.

SICHTZEITEN

Es besteht eine grosse Variabilität innerhalb der Kollektive und zwischen den einzelnen Auflassunge. Abb. 6 zeigt die aus den Klassenanteilen berechneten mittleren relativen Sichtzeiten, bezogen auf die Reihenfolge der Versuche. Bei den einzelnen Kollektiven lassen sich keine bestimmten Gesetzmässigkeiten erkennen.

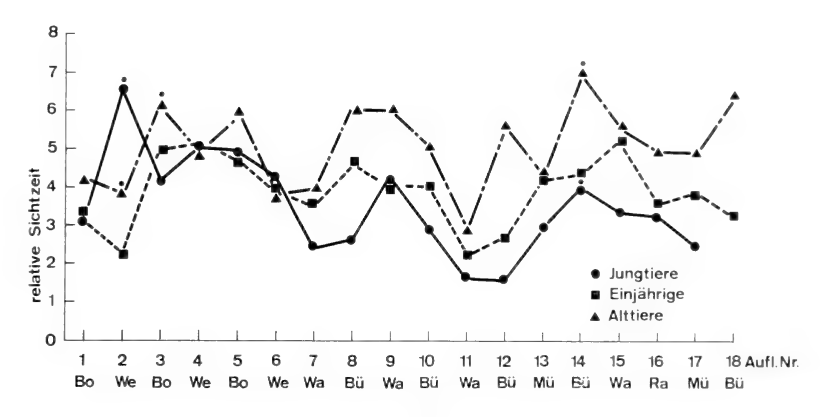


ABB. 6

Mittlere relative Schitzeiten (nach Klassen) pro Auflassung. Die mit einem Punkt versehenen Werte sind Durschnitte von weniger als 7 Tauben.
Bo = Boswil; We = Wetzikon; Wa = Wauwil; Bü = Bürglen; Mü = Müntschemier; Ra = Rafz (vgl. Abb. 1)

Vor allem scheint kein klarer positiver Einfluss der Ortserfahrung im Sinne einer Verkürzung der Sichtzeiten vorzuliegen. Dagegen stellten wir beim systematischen Vergleich der drei Kollektive in bezug auf die mittleren Sichtzeiten der einzelnen Auflassungen einen deutlichen Unterschied zwischen den Alttauben einerseits und den Einjährigen und Jungtauben anderseits fest. Bei den meisten Auflassungen hatten die Alttauben die grösste und die Jungtauben die kleinste mittlere Sichtzeit, während sich die Einjährigen von den Jungtauben weniger stark unterschieden als von den Alttauben (Abb. 7). Dieses Ergebnis stimmt mit dem Befund von SCHMIDT-KŒNIG (1964 und 1966) überein. Nach diesem Autor scheint die Länge der Sichtzeiten eine Funktion des Erfahrungsgrades zu sein: " Je erfahrener die Tauben, umso länger verweilten sie durchschnittlich im Sichtbereich des Versuchsleiters " (1966, S. 50).

Die Deutung dieses Resultates ist schwierig. Insbesondere stellt sich die Frage nach dem Zusammenhang zwischen den längeren Sichtzeiten und der besseren Richtungnahme der Alttauben. Es ist denkbar, dass sich die erfahreneren Alttauben darum länger im Sichtbereich aufhalten, weil sie die für die Orientierung notwen-

digen Informationen, welche vermutlich nicht immer eindeutig sind, genauer verwerten und prüfen und deshalb auch besser heimgerichtet verschwinden, während unerfahrene Tauben eher einem einmal aufgenommenen " Orientierungsreiz " ohne lange Prüfung folgen und sich so auch leichter irren. Möglicherweise sind auch Mechanismen im Spiel, die sich erst relativ spät entwickeln,

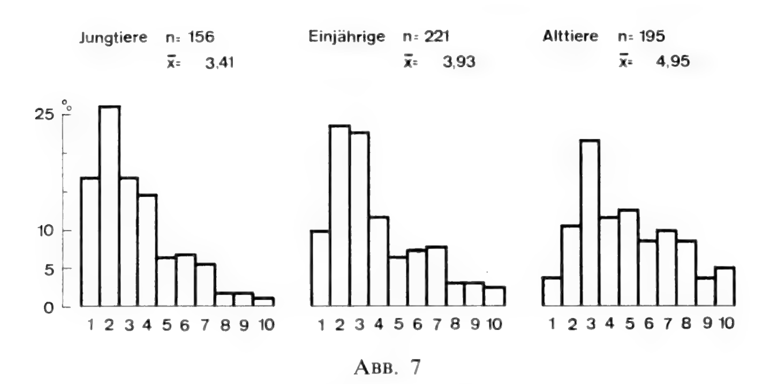


ABB. 7

Prozentuale Verteilung der relativen Sichtzeiten (nach Klassen) aller Auflassungen (inkl. „ Querauflassung " Nr. 16)

Für unsere weiteren Versuche ergibt sich in bezug auf die eingangs formulierte Frage die Konsequenz, dass einjährige und mehrjährige Tauben bei Orientierungsexperimenten praktisch als gleichwertig eingesetzt werden können, nicht aber Jungtauben im ersten Jahr, und zwar sowohl wegen der schlechteren Orientierungsleistung wie vor allem auch wegen der sehr viel grösseren Verluste.

LITERATUR

BATSCHELET, E. 1965. *Statistical methods for the analysis of problems in animal orientation and certain biological rhythms.* Monographie. Washington: Am. Inst. Biol. Sc.

GRAVE, L. C. 1965. *Experience effect on initial orientation in pigeon homing.* Animal Behaviour XIII: 149-153.

KRAMER, G. 1953. *Wird die Sonnenhöhe bei der Heimfindeorientierung verwertet?* J. Orn. 94: 201—219.

— 1957. *Experiments on bird orientation and their interpretation.* Ibis 99: 196—227.

SCHMIDT-KŒNIG, K. 1964. *Über die Orientierung der Vögel; Experimente und Probleme.* Naturwissenschaften 51: 423—432.

— 1965 *a. Current problems in bird orientation.* In: Adv. study beh. 1: 217—276.

— 1965 *b. Über den zeitlichen Ablauf der Orientierung bei Brieftauben.* Verh. Dtsch. Zool. Ges. Kiel 1964: 407—411.

— 1966. *Über die Entfernung als Parameter bei der Anfangsorientierung der Brieftauben.* Z. vergl. Physiol. 52: 33—55.

WAGNER, G. 1968. *Topographisch bedingte zweigipflige und schiefe Kreisverteilungen bei der Anfangsorientierung verfrachteter Brieftauben.* Rev. Suisse Zool. 75: 581-588.

WALLRAFF, H. G. 1959. *Über den Einfluss der Erfahrung auf das Heimfindevermögen von Brieftauben.* Z. Tierpsychol. 16: 424—444.

N° 29. **B. Hörning** und **A. Wandeler** — Der Lungenwurmbefall von Reh und Gemse in einigen Gebieten der Schweiz.[1] (Mit 4 Textabbildungen.)

Abteilungen für Parasitologie und vergleichende Neurologie der vet. med. Fakultät der Universität Bern und Naturhistorisches Museum Bern.

In vielen aus Fallwilduntersuchungen resultierenden Todesursachen-Statistiken wird der Lungenstrongylose eine sehr grosse Bedeutung zugemessen (BOUVIER ET AL. 1958, BRUNK 1960, GRIEDER 1934, MICHALKA 1932, SCHWEIZER 1949, VALENTINČIČ 1960 u. a.). Andererseits erstaunen die massiven parasitären Lungenveränderungen bei geschossenen, äusserlich gesunden und schweren Rehen und Gemsen (STROH 1936, STROH und SCHMID 1938 u. a.). In diesem Zusammenhang wird häufig erwähnt, dass der Parasitenbefall von der Wilddichte abhängig sei (BOUVIER ET AL. 1958, DELIĆ ET AL. 1965, WELCKER 1964 u. a.).

Im Rahmen von Populationsuntersuchungen bei Rehen und Gemsen haben wir uns ebenfalls mit diesen Fragen befasst. Es wurden 262 Rehe aus dem Kanton Bern und 101 Gemsen aus den Kantonen Bern, Schwyz und Wallis parasitologisch untersucht. An Rehen kam auch eine grössere Zahl kranker Tiere zur Untersuchung. Berücksichtigt wurden von diesen nur solche mit nichtpneumonischen Erkrankungen, zumeist mit Durchfall. Sie werden hier gesondert behandelt. Das übrige Material — Rehe und Gemsen — stammt von der ordentlichen Jagd, von Spezialabschüssen oder von Unfällen.

Vom Reh sind 5 und von der Gemse 8 Lungenwurmarten beschrieben (Tabelle). Die von uns verwendete Nomenklatur basiert auf der Einteilung von BOEV (1957). Über die Systematik ist man sich offensichtlich noch nicht einig (vergl. BOEV 1957 und DE CONINCK in GRASSÉ 1965). Bei Rehen fanden sich in unserem Material mit Sicherheit nur *Dictyocaulus viviparus* (BLOCH 1782) und *Capreocaulus capreoli* (STROH und SCHMID 1938), bei Gemsen *Dictyocaulus*

---

[1] 3. Mitteilung des vom Schweizerischen Nationalfonds unterstützten Gemsforschungsprogramms des Naturhistorischen Museums Bern. Die Beschaffung des Rehmaterials wurde ausserdem vom Schweiz. Förderungsverein des WWF finanziert.

filaria (RUDOLPHI 1809) und *Protostrongylus rupicaprae* GEBAUER 1932. Die beiden Dictyocaulus-Arten werden direkt übertragen, *Capreocaulus* und *Protostrongylus* brauchen Landpulmonaten als Zwischenwirte. Die *Dictyocaulus-Diagnose* erfolgte nur anhand adulter Würmer. Bei den Protostrongyliden mussten wir uns häufig auf die in den Brutknoten zu findenden Larven beschränken. Den Larven fehlen aber eindeutige Merkmale; verschiedene Arten lassen sich verwechseln (KOTLÁN 1960, STROH und SCHMID 1938). Für die Untersuchung der Altersverteilung haben wir uns dennoch erlaubt, alle Protostrongylidenlarven von Rehen *Capreocaulus capreoli* und von Gemsen *Protostrongylus rupicaprae* zuzuschreiben. KREIS (1962, 1967), der z. T. von denselben Gemsen Kot untersucht hat, bestimmte die von ihm gefundenen Larven als *Muellerius capillaris* (MUELLER 1889). Wir haben aber nie adulte *Muellerius-Exemplare* gefunden und glauben auch die Larven unterscheiden zu können. HÖRNING (1963) hat nur bei zwei von 56 untersuchten Gemsen *Muellerius* nachgewiesen. Die beiden Wirte stammten von Trins (GR) und von Les Plans sur Bex (VD).

Taxonomie, Wirte und Verbreitung der Lungenwürmer von Reh und Gemse

Wurmart, mit den wichtigsten Synonymen	Wirte	geographische Verbreitung
Dictyocaulus viviparus (BLOCH 1782) RAILLIET und HENRY 1907; syn.: *Gordius viviparus* BLOCH 1782; *Strongylus vitulorum* RUDOLPHI 1809; *S. micrurus Mehlis* 1831; *Dictyocaulus eckerti Skrjabin* 1931	Rind, Reh, Rot- und Damhirsch, Maral, Elch	Kosmopolit
Dictyocaulus filaria (Rudolphi 1809) RAILLIET und HENRY 1907; syn.: *Strongylus filaria Rudolphi* 1809	Haus- und Wildschafe, Haus- und Wildziegen, Gemse, Kropfgazelle, Saiga-Antilope, Nager	Kosmopolit
Spiculocaulus austriacus (GEBAUER 1932) DOUGHERTY und GOBLE 1946; syn.: *Protostrongylus austriacus* GEBAUER 1932; *Spiculocaulus andreevoi* BOEV und MURZINA 1948	Gemse Alpensteinbock Sibir. Steinbock Hausziege, Reh	Oesterreich; Kaukasus Tatra-Nationalpark Kasachstan; Kirgisien Kasachstan
Protostrongylus rupicaprae GEBAUER 1932; syn.: *Strongylus rufescens rupicaprae I* STROH 1911	Gemse	Schweiz, Deutschland, Oesterreich
Protostrongylus hobmaieri (SCHULZ, ORLOFF und KUTASS 1933) CAMERON 1934; syn.: *Synthetocaulus hobmaieri* SCHULZ, ORLOFF und KUTASS 1933	Hausschaf, Archar, Hausziege, sibir. Steinbock, sibir. Reh	UdSSR (Kaukasus, Transkaukasien, Kasachstan, Uzbekistan, Tadžikistan, Kirgisien, Sibirien), Mongolei

Wurmart, mit den wichtigsten Synonymen	Wirte	geographische Verbreitung
Capreocaulus capreoli (STROH und SCHMID 1938) SCHULZ und KADENAZII 1948; syn.: *Protostrongylus capreoli* STROH und SCHMID 1938	Reh	Deutschland, Schweiz, Balkan, UdSSR (Krim, evtl. Kasachstan)
Gelanocaulus boievi ASADOV 1958	Gemse	UdSSR (Kaukasus)
Muellerius capillaris (MUELLER 1889) CAMERON 1927; syn.: *Strongylus capillaris* MUELLER 1889; *Synthetocaulus capillaris* (MUELLER 1889) RAILLIET und HENRY 1907	Hausschaf, Mufflon, Haus- und Wildziegen, Gemse, Reh ?	West- und Mitteleuropa, UdSSR, Nordamerika
Muellerius tenuispiculatus GEBAUER 1932	Gemse	Deutschland, Oesterreich, Tschechoslowakei
Neostrongylus linearis (MAROTEL 1913) GEBAUER 1932; syn.: *Synthetocaulus linearis* MAROTEL 1913; *Protostrongylus linearis* (MAROTEL 1913) BAYLIS 1929; *Neometastrongylus buechii* KREIS 1944	Hausschaf u. Mufflon, Hausziege, Alpensteinbock, westkaukasischer Tur, Gemse	Frankreich, Schweiz, Oesterreich, Deutschland, Tschechoslowakei, UdSSR (Ukraine, Krim, Kaukasus)
Cystocaulus nigrescens (JERKE 1911) SCHULZ, ORLOFF und KUTASS 1933; syn.: *Strongylus nigrescens* JERKE 1911; *Protostrongylus nigrescens* (JERKE 1911) GEBAUER 1932	Haus- und Wildschafe, Haus- und Bezoarziege, Gemse	West-, Mittel- und Südosteuropa, UdSSR, Nordamerika
Skrjabinocaulus sofievi BOEV und SULIMOV 1963	Reh	UdSSR (ASSR Tuva)

DICTYOCAULUS VIVIPARUS (BLOCH 1782) BEIM REH

Die adulten Würmer sitzen in Bronchien und Bronchiolen und nicht selten auch in der Trachea. Die bei Rindern bekannte *Dictyocaulus-Brochitis* ist bei Rehen — auch bei starkem Befall — nur wenig ausgeprägt (vergl. GRUBER 1939). Eine Brutknotenbildung konnten wir nie feststellen, obwohl solche beschrieben sind (z. B. GRIEDER 1934). Der Befall, nach Wirtsalter und Jahreszeit aufgegliedert, ist in Abb. 1 dargestellt. Von 50 äusserlich gesunden, 4 bis 12 Monate alten Tieren sind 19 (= 38%) befallen. Von 93 älteren Rehen sind nur noch 8 (= 8,6%) positiv. Der Unterschied ist statistisch signifikant. Gesondert aufgetragen (schmale Säulen) sind kranke Tiere (vorwiegend Durchfallrehe). Hier liegt der Befallsprozentsatz etwas höher: 43% (9 von 21) bei Jungtieren und 37%

(19 von 52) bei älteren Rehen. Möglicherweise liegt eine Resistenzschwächung durch die Krankheit vor; umgekehrt kann der Wurmbefall aber auch Ausdruck einer von vornherein verminderten Resistenz sowohl gegenüber den Parasiten wie auch gegenüber anderen infektiösen Agentien sein. Eine Altersresistenz gegenüber *Dictyocaulus* ist auch bei Rindern bekannt. Nach verschiedenen Autoren (MICHEL 1955 bis 1962, WETZEL 1952 u. a.) handelt es sich dabei um eine echte Immunität,

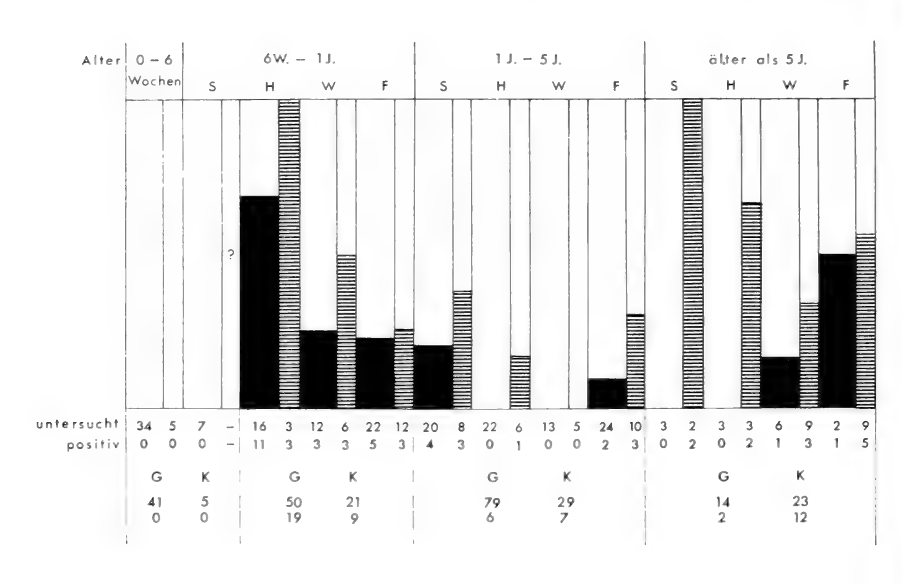


ABB. 1.

Dictyocaulus-Befall beim Reh, aufgegliedert nach Jahreszeiten und Wirtsalter.
Breite Säulen: gesunde Rehe
schmale Säulen: Rehe mit nichtpneumonischen Erkrankungen
weiss: Rehe ohne *Dictyocaulus*-Befall
schwarz: } Rehe mit *Dictyocaulus*-Befall
schraffiert: }

da nicht das Alter, sondern vorhergehende Wurminfektionen für die Resistenz verantwortlich sind. Allerdings sind die immunologischen Verhältnisse recht kompliziert, so sind z. B. die immer auftretenden Serumantikörper ohne entscheidende Bedeutung (vergl. MICHEL und CORNWELL 1959). Eine statistisch gesicherte jahreszeitliche Verteilung ergibt sich aus unserem Material nicht. Während des ganzen Jahres können adulte Würmer gefunden werden. Damit wird eine Diskussion, ob freilebende Larven überwintern können oder nicht, überflüssig. Dem wird immer wieder eine epidemiologische Bedeutung im Zusammenhang mit der Rinder- und Schaf-Dictyocaulose zugeschrieben (ERHARDOVÁ 1962, ROSE 1965, WETZEL 1945 u. a.).

CAPREOCAULUS CAPREOLI (STROH UND SCHMID 1938) BEIM REH

94 von 262 untersuchten Rehlungen wiesen Wurmbrutknoten auf. Diese Brutknoten liegen meist am ventro-lateralen scharfen Rand der Zwerchfelllappen (Abb. 2A und B). Auffällig ist die geringe entzündliche Reaktion. In den

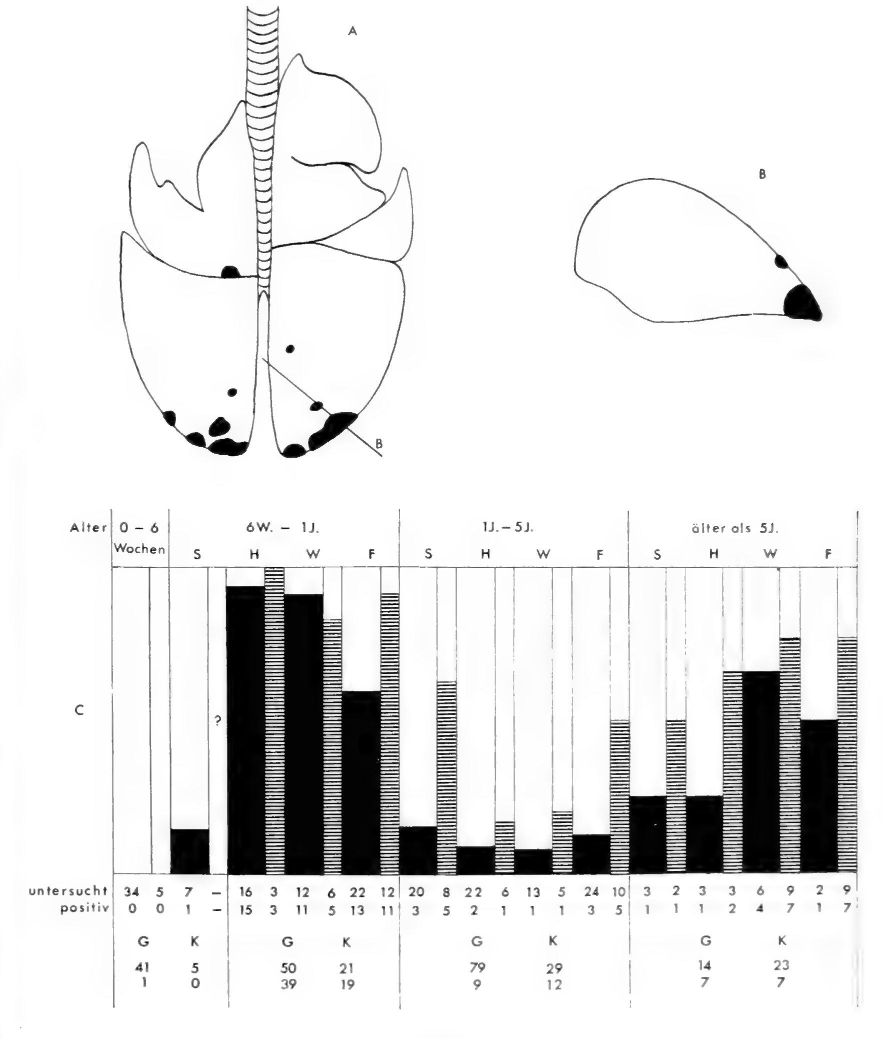


ABB. 2.

Capreocaulus-Befall beim Reh.

A und B: Typische Verteilung von Brutknoten in der Lunge
C: Aufgliederung nach Jahreszeiten und Wirtsalter (wie Abb. 1)

mit Embryonen und Larven angefüllten Alveolen finden sich ausserdem abgestossenes Alveolarepithel und Histiocyten. Alle Muskulatur im Brutknotengebiet ist hypertrophiert. Die Knoten sind durch einen starken Lymphocytenwall abgegrenzt. Eosinophile Leukocyten finden sich weniger als man erwarten könnte. Auch die Abheilung der Brutknoten erfolgt ohne ausgedehnte Entzündungen. Diese Veränderungen sind übrigens genügend beschrieben (DELIĆ ET AL. 1965, GÜTHERT 1947, KOTRLÝ und KRUL 1959, KRUL und SCHANZEL 1967), doch nur wenig Autoren machen darauf aufmerksam, wie begrenzt die Läsionen sind. Auch die immer wieder erwähnten Sekundärinfektionen haben wir selten beobachtet. In unserem Material gibt es nur zwei Fälle von *Pasteurella multocida* -Infektionen, die möglicherweise von Brutknoten ausgingen. Alle übrigen beobachteten Pneumonien entwickelten sich in den Spitzenlappen, wo sich nur höchst selten Brutknoten befinden, oder sie sind Folgen von Thoraxverletzungen.

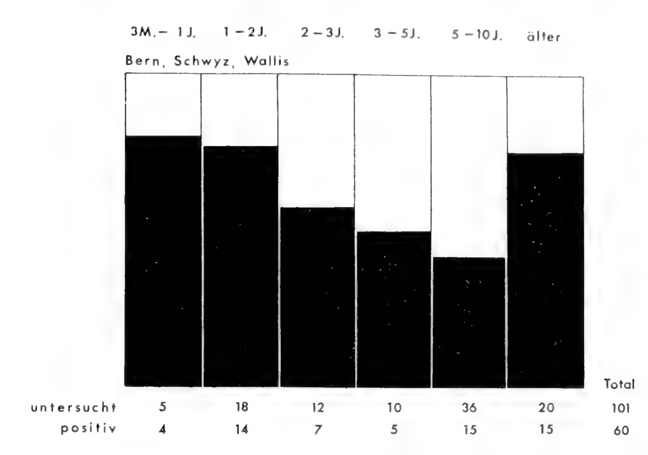
Von den 50 gesunden 4 bis 12 Monate alten Tieren sind 39 (= 78%) positiv (Abb. 2C). Vom September bis Februar sind sogar 93% der Kitze befallen. Dieser Prozentsatz unterscheidet sich wiederum statistisch signifikant vom Befall der 1- bis 5-jährigen Tiere (9 von 79 = 11,4%). Noch ältere Rehe sind wiederum stärker befallen (7 von 14 = 50%, $P < 1‰$). Es scheint sich also auch hier eine Resistenz bzw. Immunität auszubilden. Immunologische Untersuchungen über Protostrongyliden sind unseres Wissens nur mit *Muellerius* gemacht worden. GEVONDIAN (1953) hat spezifische Präzipitinreaktionen gegenüber 3. Larven aus Schaflungen untersucht und gezeigt, dass die Reaktion mit abklingender Infektion abnimmt. Aus der Altersverteilung beim Reh lässt sich schliessen, dass wahrscheinlich eine einmalige patente Infektion eine längerdauernde Resistenz hinterlässt. Diese Erstinfektion wird bei uns von über 90% der Kitze durchgemacht. Auch hier hat man den Eindruck, dass kranke Tiere weniger resistent sind.

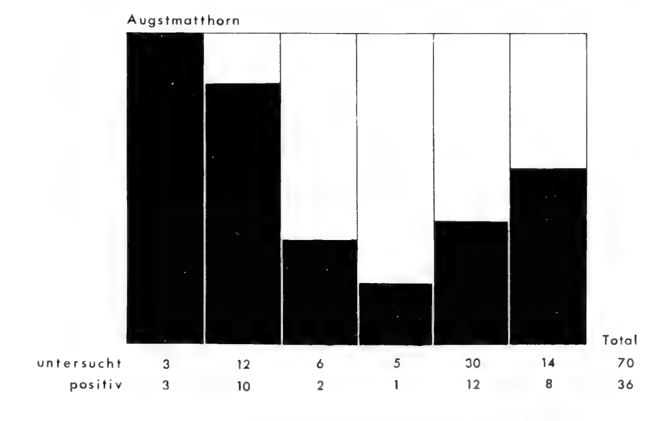
DICTYOCAULUS FILARIA (RUDOLPHI 1809) BEI DER GEMSE

Nur in 4 von 101 untersuchten Tieren konnte diese Wurmart nachgewiesen werden. Zwei Fälle stammen aus dem Kanton Schwyz und je einer vom Augstmatthorn und aus dem Aletschwald. In all diesen Gebieten befinden sich auch Schafweiden.

PROTOSTRONGYLUS RUPICAPRAE GEBAUER 1932 BEI DER GEMSE

Nach der Altersverteilung zu schliessen, etabliert sich bei Gemsen nur langsam eine gewisse Resistenz (Abb. 3). Wiederholte patente Infektionen sind offensichtlich möglich. Interessant ist, dass in zwei der Untersuchungsgebiete der *Protostrongylus*-Befall deutlich unterschiedlich ist. Im Aletschbann, mit Urge-





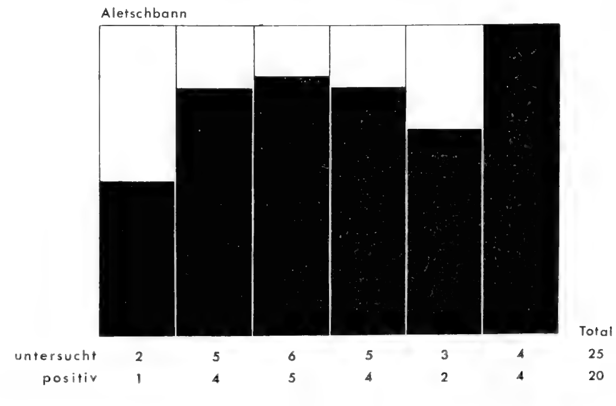


ABB. 3.

Protostrongylus-Befall bei Gemsen, nach Wirtsalter aufgegliedert.

A: Altersverteilung im ganzen Untersuchungsmaterial
B: Altersverteilung bei Augstmatthorngemsen
C: Altersverteilung bei Aletschbanngemsen
weiss: ohne *Protostrongylus*-Befall; schwarz: mit *Protostrongylus*-Befall

stein als Untergrund und wenig Schnecken als Zwischenwirten, liegt der Prozentsatz an positiven Tieren deutlich höher als am Augstmatthorn mit einer sehr hohen Dichte an potentiellen Zwischenwirten ($P < 1\%$). In beiden Gebieten ist die Wilddichte etwa gleich und sehr hoch.

Die Verteilung der Brutknoten ist anders als von *Capreocaulus* in der Rehlunge (Abb. 4A und B). Sie liegen meistens auf der Dorsalwölbung der Zwerchfellappen. Nach Lage und Struktur sind sie von bakteriellen Spitzenlappenpneumonien — wie wir sie bei etlichen Wallisergemsen fanden — deutlich zu unterscheiden. Histologisch sind sie denjenigen von *Capreocaulus* sehr ähnlich, häufig aber stärker mit Eosinophilen durchsetzt und nicht so deutlich abgegrenzt (vergl. MANDELLI 1959). Besonders bei älteren Tieren finden sich auch in der weiteren Umgebung der Brutknoten reaktive Lungenveränderungen, wie eosinophile und lymphocytäre Infiltrate, fibrotische Bezirke und Hypertrophie der Gefäss-, Bronchiolar- und Alveolarmuskulatur. Solche Lungen sind in Abb. 4E und F schraffiert hervorgehoben. Sie sind bei Augstmatthorngemsen häufiger als bei Tieren aus dem Aletschbann. 14 von 23 parasitologisch negativen Augstmatthorntieren weisen deutliche pneumonische Veränderungen auf. Diese dehnen sich über die Dorsalwölbungen der Zwerchfellappen aus, liegen also im Gebiet, wo sich üblicherweise Brutknoten befinden. Die am stärksten veränderten Lungen zeigen histologisch konfluierende Granulome mit zentralen Nekrosen. In diesen können tote Wurmlarven liegen; umgeben sind sie von Fremdkörperriesenzellen. Charakteristisch sind des weiteren massive eosinophile Infiltrate; Lymphocyten und Plasmazellen sind weniger häufig. Bakteriologische Untersuchungen solcher Lungen verliefen immer negativ. Lungen, die nur noch eine diffuse fibrotische Verdichtung und geringe eosinophile Infiltrate desselben Gebietes aufweisen, zeigen wahrscheinlich ausheilende Formen. In der graphischen Darstellung (Abb. 4E) sind diese parasitologisch negativen verminösen Pneumonien zusammengefasst (punktiert). Solche Lungen haben wir bei Aletschbanntieren nie beobachtet, fanden sie dagegen auch bei Gemsen vom Bantiger und vom Lütschental. Was für Faktoren hier die Wirtsreaktion beeinflussten, bleibt vorderhand eine offene Frage.

DISKUSSION

Ein Vergleich mit anderen Autoren (BOCH 1955, DELIĆ ET AL. 1966, DRÓŻDŻ 1966, GEBAUER 1932, KOTRLÝ 1962, STROH 1936) lässt vermuten, dass unsere Rehe und Gemsen nicht stärker parasitiert sind als in anderen Gebieten Mittel- und Osteuropas. Allerdings ist bis jetzt bei parasitologischen Wilduntersuchungen nur höchst selten die Altersverteilung berücksichtigt worden (z. B. GUOTH 1958). Nach unseren Befunden sollte man dies aber unbedingt tun, wenn man etwas über den Parasitierungszustand einer Population aussagen will. Die Extensität

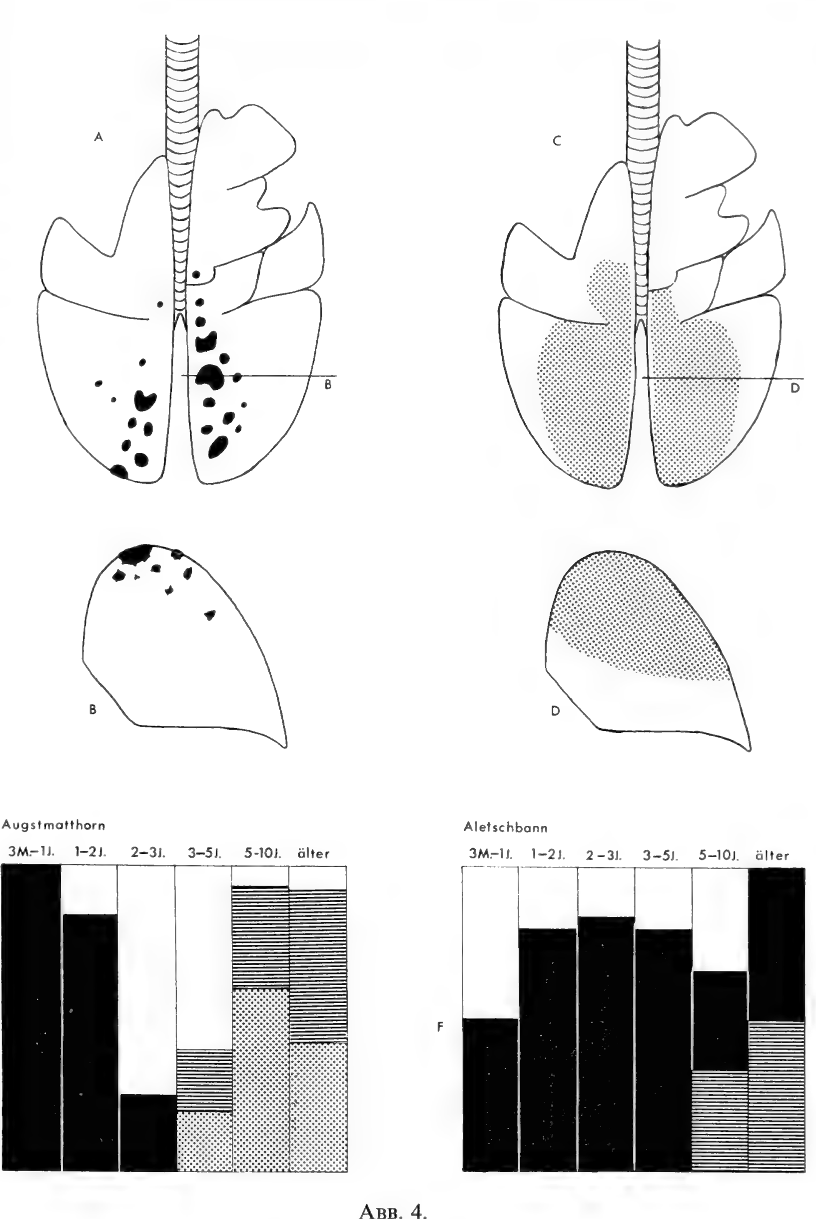


ABB. 4.

Protostrongylus-Befall bei Gemsen.

A und B: Typische Verteilung von Brutknoten in der Lunge
C und D: Typische Ausbreitung der parasitologisch negativen verminösen Pneumonie
E und F: Altersverteilung der Reaktionsformen bei Augstmatthorn- (E) und Aletschbann- (F) Gemsen.
weiss: Lungen ohne Veränderungen
schwarz: Lungen mit ± distinkten Brutknoten
schraffiert: Lungen mit Brutknoten und diffusen Veränderungen
punktiert: parasitologisch negative Lungen mit ausgedehnter verminöser Pneumonie

ist vom Untersuchungsmaterial abhängig. Auch die Wirtsreaktion kann unterschiedlich sein; von ihr hängt schlussendlich ab, ob sich die Parasitose zur gefährlichen Krankheit entwickelt oder nicht. Auch wenn der Lungenwurmbefall allein höchst selten zum Tode führt, so ist doch seine Untersuchung für die Wildbiologie wertvoll. Viele Detailprobleme sind hier noch zu lösen.

LITERATUR

Asadov, S. M. 1958. *Eine neue Gattung und Art von Protostrongyliden (Gelanocaulus boievi n.g.n.sp.) aus Lungen der Gemse in Azerbajdžan*, russ. Izvestija Akad. Nauk Azerb. SSR, Ser. biol. i sel'skochoz.nauk 1958 (3) 57-65.

Boch, J. 1955. *Der Wurmbefall des Reh- und Rotwildes in den bayerischen Bergen.* Tierärztl. Umschau 10. 249-252.

Boev, S. N. 1957. *Lungennematoden der Huftiere Kasachstans*, russ. Alma-Ata. 177 pp.

Boev, S. N. und A. D. Sulimov. 1963. *Skrjabinocaulus sofievi gen. et sp. nov. — ein neuer Nematode aus den Lungen des Capreolus capreolus L.*, russ., mit dtsch., engl. und franz. Zusf. Helminthologia *4.* 109-114.

Bouvier, G., H. Burgisser et P. A. Schneider. 1958. *Les maladies des ruminants sauvages de la Suisse.* Lausanne. 132 pp.

Brunk, R. 1960. *Wildpathologische Untersuchungen der Jahre 1939 bis 1959.* Zschr. Jagdwiss. *6.* 121-185.

Delić, S., M. Kiškarolj and I. Levi. 1966. *Capreocaulus capreoli in does in some regions of Bosnia and Herzegovina*, kroat., mit engl. Zusf. Veterinaria, Sarajevo, *15.* 121-125.

Delić, S., J. Rukavina and F. Sušnik. 1965. *A contribution to the knowledge of pathologic changes in the lungs of roes caused by Capreocaulus capreoli*, kroat., mit engl. Zusf. ibidem, *14*, 559-564.

Dróżdż, J. 1966. *Studies on helminths and helminthiases in Cervidae. II. The helminth fauna in Cervidae in Poland.* Acta parasitol. polon. *14.* 2-13.

Erhardová, B. 1962. *Contribution to the ecology of parasitic worms of ruminants*, tschech., mit engl. Zusf. Českoslov. Parasitologie *9.* 191-199.

Fairlie, G. 1963. *Roe deer as a host for Muellerius capillaris.* Nature, London, *200.* 490.

Forrester, D. J., G. M. Forrester and C. M. Senger. 1966. *A contribution towards a bibliography on the lung nematodes of mammals.* J. Helminthol. *40.* Suppl., 122 pp.

Gebauer, O. 1932. *Zur Kenntnis der Parasitenfauna der Gemse.* Zschr. Parasitenkde. *4.* 147-219.

Gevondian, S. A. 1953. *Die Präcipitationsreaktion mit lebenden Larven in vitro bei der Muelleriose der Schafe*, russ. Raboty po gel'mintol.k 75-letiju akad. K.I.Skrjabina, Moskva, 127-132.

Grassé, P. P. (Editor). 1965. *Traité de zoologie*, Tome IV, fasc. II et III. Némathelminthes, etc. Paris. 1497 pp.

Grieder, H. 1934. *Beobachtungen über Rehkrankheiten in Nordostschweizerischen Jagdrevieren.* Schweiz. Arch. Tierheilkde. *76.* 609-617.

Gruber, C. B. 1939. *Über Veränderungen der Rehlunge nach Wurmbefall, sog. Bronchopneumonia verminosa.* Virchows Arch. *304.* 597-607.

GÜTHERT, H. 1947. *Zur Kenntnis der Lungenveränderungen des Rehwildes nach Strongylidenbefall.* Monatsh. Veterinärmed. *2.* 132-134.

GUOTH, S. 1958. *Fund und Altersdynamik von Dictyocaulus (Micrurocaulus) eckerti Skrjabin, 1931, einer Pneumohelminthe der Hirsche des Nationalparks in der Hohen Tatra,* slowak., mit dtsch. Zusf. Biológia, Bratislava, *13.* 675-682.

HÖRNING, B. 1963. *Bericht über Helminthenfunde bei Wildtieren in der Schweiz (Fische, Vögel, Säugetiere) 1960-1963.* Unveröff. Abschlussbericht, Institut Galli-Valerio, Lausanne.

KOTLÁN, A. 1960. *Helminthologie.* Budapest. 631 pp.

KOTRLÝ, A. 1962. *The parasites of chamois in the region of the Jeseniky Mountains,* tschech., mit engl. Zusf. Lesnictví *8.* (XXXV) 941-956.

— und J. KRUL. 1959. *Lungenparasiten der Familie Cervidae, Bovidae und Suidae in ČSR und einige Bemerkungen zu ihrer Pathogenität im Organismus,* tschech., mit dtsch. Zusf. Sborník Českoslov. Akad. Zeměd. Věd, Lesnictví *5.* (XXXII) 559-564.

KREIS, H. 1962. *Neue helminthologische Untersuchungen in schweizerischen Tierpärken, bei Haustieren und bei Tieren des Schweizerischen Nationalparkes.* Schweiz. Arch. Tierheilkde. *104.* 94-115 und 169-194.

— 1967. *Beiträge zur Kenntnis parasitischer Nematoden. XXV. Die Verbreitung des Lungenwurmes Muellerius capillaris (Mueller, 1889) bei den Gemsen in der Schweiz. Vorläufige Mitteilung.* Naturhistor. Museum der Stadt Bern. Jahrbuch 1963-1965, 159-170.

KRUL, J. und H. SCHANZEL. 1967. *Die Pathogenität der Lungenwürmer bei Wiederkäuern und beim Schalenwild,* tschech., mit engl. und dtsch. Zusf. Veterinární Medicína *12.* 709-713.

MANDELLI, G. 1959. *Lesioni bronco-polmonari da elminti nei camosci (Rupicapra rupicapra L.) e negli stambecchi (Capra ibex L.) del Parco Nazionale del Gran Paradiso. Reperti anatomoistologici e considerazioni patogenetiche.* Clin. Vet. *82.* 1-24. (= 225-248).

MICHALKA, J. 1932. *Beitrag zur Epidemiologie der Wildkrankheiten.* Wien. Tierärztl. Mschr. *19.* 609-616.

MICHEL, J. F. 1955-1962. *Studies on host resistance to Dictyocaulus infection. I.-IV.* J. comp. Path. *65.* 149-158; *66.* 241-248 und 338-344; *72.* 281-285.

— 1959. *Recent progress in the study of parasitic bronchitis.* J. Roy. Agric. Soc. England *120.* 28-44.

— and R. L. CORNWELL. 1959. *The complement fixation test as a measure of resistance to Dictyocaulus infection.* Vet. Rec. *71.* 912-913.

ROSE, J. H. 1965. *The rested pasture as a source of lungworm and gastro-intestinal worm infection for lambs.* ibidem, *77.* 749-752.

SCHULZ, R. S. und A. N. KADENACII. 1948. *Zur Morphologie der Kopulationselemente des Nematoden Capreocaulus nov. gen. aus Rehlungen,* russ. Doklady Akad. Nauk SSSR *63.* 341-344.

SCHWEIZER, R. 1949. *Beobachtungen über Wildkrankheiten.* Schweiz. Arch. Tierheilkde. *91.* 391-396.

STROH, G. 1911. *Parasitologische Notizen vom Wilde (1903-1910).* Berliner Tierärztl. Wschr. *27.* 238, 258-263 und 288-291.

— 1936. *Lungenwurmfunde bei 100 Gemsen und ihre krankmachende Bedeutung.* Berliner Tierärztl. Wschr. *1936.* 696-699.

STROH, G. und F. SCHMID. 1938. *Protostrongylus capreoli nov. spec., der häufigste Lungenwurm des Rehes.* ibidem, *1938.* 121-123.
VALENTINČIČ, S. I. 1960. *Nostre osservazioni sulle malattie dei capreoli.* Atti del I convegno sulla patologia della selvaggina, Firenze, 55-59.
WELCKER, H. 1964. *Bestandesdichte und Parasitenbefall beim Rehwild.* Vet. med. Diss., Hannover. 68 pp.
WETZEL, R. 1945. *Überwintern die ansteckungsfähigen Larven des grossen Lungenwurms und der Magenwürmer der Schafe auf der Weide ?* Tierärztl. Zschr. *1945.* (1) 7-9.
— 1952. *Helminthen und Immunität.* Zbl. Bakt., I. Abt., Orig. *158.* 199-204.

Nº 30. **H. Mislin,** Mainz. — Der Einfluss der Atemgase auf die Tätigkeit der isolierten, autorhythmischen Vena portae der weissen Maus (*Mus musculus* f. *alba*). (Mit 12 Textabbildungen)

Im Rahmen vergleichend-angiologischer Untersuchungen zur Ermittlung der für die Gefässaktivität massgebenden Stoffwechselvorgänge wurden Versuche über die Beteiligung des Sauerstoffs, Sauerstoffmangels, Kohlensäureeinflusses und den Einfluss der Atmungsgifte auf die endogene Automatie diverser Venentypen (Hilfsherzen) durchgeführt.

Die vorliegende Arbeit beschränkt sich auf Experimente mit O_2, Carbogen (95% O_2: 4,9% CO_2), N_2 und CO_2.

METHODIK

Für sämtliche Gasversuche an isolierten Portalvenen sind adulte, weibliche Mäuse (25 Tiere) verwendet worden. Die Gefässpräparation erfolgte im mit Äther abgetöteten Tier, nach dem bereits beschriebenen Procedere [1]. Einbinden der Druckkanüle und Abbinden zum Venenpräparat wie früher [2] Konstante Versuchsbedingungen: Temperatur 38° C, Binnendruck 4 cm H_2O und Mäuseringer. Die Ableitung des Elektrovenogramms (Evg) wurde mit Platin-Saugelektroden über den Niederfrequenzverstärker (Schwarzer-EEG) bei Direktschreibung vorgenommen und die photoelektrische Registrierung der kontraktilen Pulstätigkeit erfolgt über denselben Verstärker synchron mit den Aktionspotentialen.

Die an diese Versuchsanordnung (Synchronregistrierung von Myogramm und Elektrogramm autorhythmischer isolierter Gefässe) adaptierte Gas-Durchströ-

mungskammer ist zweiteilig aus Plexiglas entwickelt worden (Abb. 1). Die Grundplatte mit dem in der Mitte verschraubten Reaktionsgefäss besitzt drei Stehwände (Abb. 2). Der Kammerdeckel enthält die Vorblende als vierte Anschlusswand und wird mittels Dichtungsgummi auf die drei Stehwände aufgesetzt und durch Klappverschlüsse luftdicht aufgepresst. In der Deckelmitte befindet sich

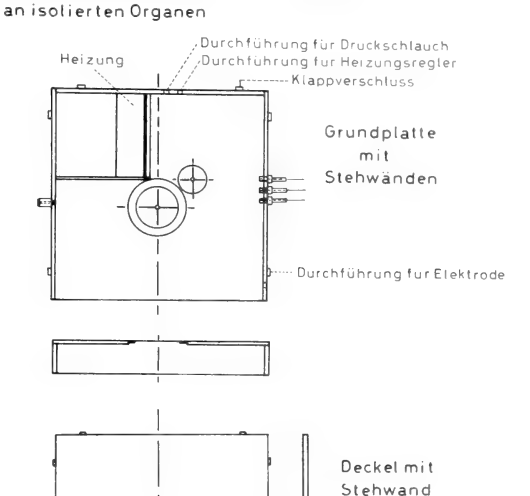


Abb. 1.

zur Durchsicht ein versenkbarer Glastubus zur Einführung des Registrierobjektivs zur Scharfeinstellung. So gelingt es, über ein Okularständiges Projektionsprisma die aktivpulsierende Portalvene auf dem Photoelement abzubilden und in Frequenz- und Amplitudenänderung direkt zu schreiben. Die Gaseinströmung bzw. Auströmung erfolgt über Schlauchtüllen, die in die Stehwände eingeschraubt sind. Elektrodenkabel, Schläuche der Druckkanülen und Heizungskabel werden ebenfalls durch die seitlichen Stehwände eingeführt. Das Gesamtvolumen der Gaskammer beträgt 134 cm³ (Abb. 3).

Die Gasversuche wurden in drei Versuchsschritten registriert:

1. Aufnahme der normalen Frequenz- und Amplitudenkurve in atmosphärischer Luft;

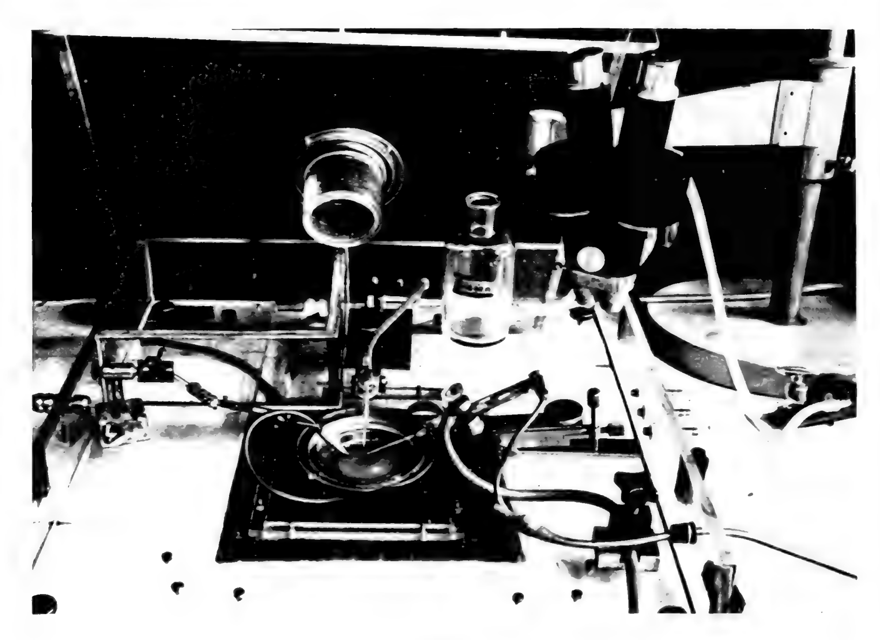


ABB. 2.

Offene Gas-Durchströmungskammer.
In der Bildmitte: Reaktionsgefäss mit der Grundplatte. Oben: Druckflasche, links daneben: Mikromanipulator mit Druckkanüle. Rechts: Quergestellter Mikromanipulator mit Saugelektrode und Vakuumschlauch. Am schräggestellten Kammerdeckel verschraubter Glastubus.

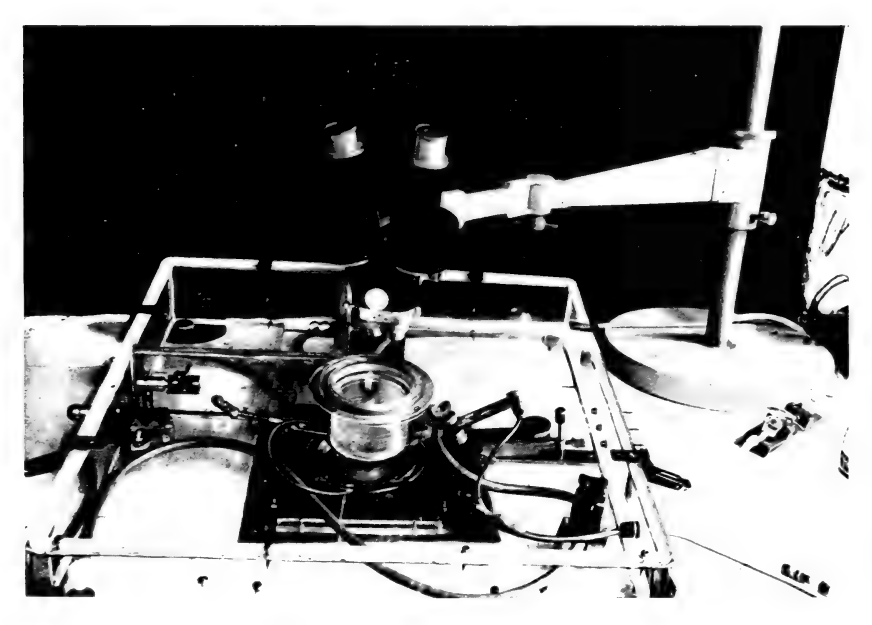


ABB. 3.

Ansicht der geschlossenen Gas-Durchströmungskammer.
In der Bildmitte: Beobachtungstubus.

2. Durchströmen der Gaskammer von der Gasbombe aus bis zum vollständigen Heiausdrücken der ursprünglichen Atmosphäre;
3. Luftdichtes Verschliessen der Gaskammer, bei stark gedrosseltem Einströmen des Versuchsgases.

N_2-Versuche

Unter anaeoroben Bedingungen, in reiner N_2-Atmosphäre zeigen die Portalvenen einen zunächst aufallend raschen Frequenzabfall. Schon in den ersten zwei Durchströmungsminuten wird die Pulsfrequenz um die Hälfte reduziert. Bei einer Ausgangsfrequenz z. B. von 45/Min. sinkt die Frequenz nach 1,5 Minuten auf 22/Min. Bei fortgesetzter N_2-Durchströmung kommt es bei kontinuierlicher Frequenzabnahme nach 30 Minuten zum Stillstand in Diastole. Es lassen sich beim O_2-Entzug im Gefässverhalten deutlich zwei Reaktionsphasen unterscheiden. Die 1. Phase (Primäreffekt) ist durch den Steilabfall der Frequenz bis auf eine Durchschnittsfrequenz von 20/Min. charakterisiert, während demgegenüber die 2. Phase (Sekundäreffekt) durch eine verlangsamte, aber gleichmässige Frequenzabnahme bis zum diastolischen Gefässstillstand gekennzeichnet ist. Es fällt auf, dass auch bei langfristigen Versuchen in reiner N_2-Atmosphäre nur eine geringfügige Amplitudenabnahme der Portalvene zu beobachten ist. In einigen Fällen konnte aber auch eine minimale Zunahme der Gefässamplitude festgestellt werden.

Bei erneuter Luft- oder O_2-Zufuhr setzt der aktive Venenpuls sofort wieder ein, und es erfolgt eine kontinuierliche Frequenzzunahme, wobei die bei Versuchsbeginn registrierte Normalfrequenz wieder annähernd erreicht werden kann. Die N_2-Experimente zeigen eine ausgesprochene O_2-Mangelempfindlichkeit der Portalvene. Vor allem wirkt sich der sofortige O_2-Entzug in der ersten Phase in einem drastischen Frequenzabfall aus. Spätestens nach zwei Minuten setzt ein Adaptationsmechanismus der Venenwand ein und retardiert eine weitere O_2-Mangelschädigung (Abb. 4).

Es ergibt sich somit, dass die Anoxie in der Primärphase die Pulsfrequenz um 50% verlangsamt. Der Winkel des Frequenzgefälles beträgt 30°. Hierauf folgt in der Frequenzkurve ein scharfer Knick, so dass in der Sekundärphase der Verlauf der Frequenzkurve bei 45° liegt. Nach erneuter Luft- bzw. Sauerstoffzufuhr wird der Anoxie-Effekt rasch aufgehoben, und der Vorgang ist in vollem Umfang reversibel.

Bei früheren Untersuchungen über die Beteiligung des Sauerstoffs bei der Peristaltik der Flughautvenen (Microchiropteren) [3] konnten wir zeigen, dass die Venenpulsationen bereits nach 3 Minuten O_2-Entzug vollständig eingestellt werden. Im Gegensatz zur Portalvene zeigt die Flughautvene als Anoxie-Primäreffekt in der Regel einen kurzfristigen Frequenzanstieg, wobei es zur Verdoppelung

oder Verdreifachung der Normalfrequenz kommt. Häufig reagieren diese Gefässe auf Sauerstoffmangel besonders empfindlich. Offenbar wirkt der primäre Anoxie-Effekt auf den endogenen Schrittmacher und bringt einen Regulationsmechanismus in der Gefässwand in Gang [4]. Die spezifische Empfindlichkeit der Flughautvene zeigt sich auch darin, dass nach erneuter O_2-Durchströmung das Gefäss zunächst auf adäquate Druckreize nicht mehr anspricht und der autonome

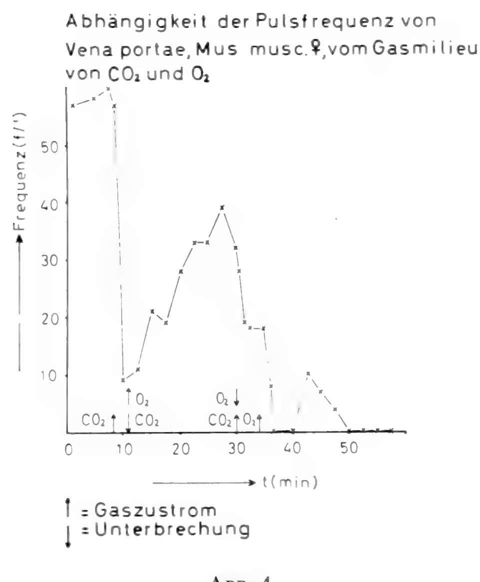


ABB. 4.

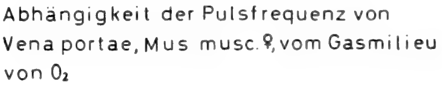
Puls erst nach Ablauf von ca. 10 Minuten wieder und jetzt mit verstärkter Pulsamplitude und erhöhter Frequenz spontan zurückkehrt. Letzteres Gefässverhalten spricht zweifellos für einen stark O_2-abhängigen endogenen Schrittmacher. Interessant scheinen hierzu Vergleiche mit isolierten poikilothermen Herzen unter aaeroben und anaeroben Bedingungen. Reeves [5] konnte bei isolierten Schildkrötenherzen entsprechende Anoxie-Effekte nachweisen. Die Herzfrequenz sinkt auf ca. 25% der ursprünglichen Pulsfrequenz ab. Auch hier zeigt die Primärphase einen Steilabfall, der nun aber durch einen horizontal verlaufenden Knick beendet wird, indem in der jetzt folgenden Sekundärphase die erreichte reduzierte Pulsfrequenz langfristig, ohne weiteren Frequenzabfall beibehalten wird. Auch hier wird der Anoxie-Effekt nach erneuter O_2-Zufuhr beseitigt, und der Vorgang ist voll reversibel. Für das Schildkrötenherz konnte bewiesen werden, dass eine anaerobiotische Glykogenolyse genügend Energie bereitstellen kann, um die auf 25% reduzierte Pulstätigkeit aufrecht zu erhalten. Beim Schildkrötenherz spielt somit ein leistungsfähiger Adaptationsmechanismus bzw. Schutzmecha-

nismus gegen eine tiefer gehende Sauerstoff-Mangelschädigung eine bemerkenswerte Rolle. Die bisherigen Versuche zur Prüfung der Beteiligung des Sauerstoffs bei der Tätigkeit der Vena portae im Vergleich mit Flughautvenen und isoliertem Kaltblüterherz lassen erkennen, dass die Portalvene als Hilfsherz über denselben Adaptationsmechanismus (O_2-Mangel-Schutzmechanismus) verfügt wie das Schildkrötenherz. Der Unterschied scheint ein rein quantitativer zu sein und weist auf eine funktionelle Reihe von evolutiver Bedeutung. Vorerst liegen nur diese wenigen Ergebnisse vor, die vor allem auf die Nützlichkeit und Notwendigkeit weiterer vergleichender und entsprechend angiologischen Untersuchung hinweisen.

Ergänzende Untersuchungen

Einfluss von O_2, Carbogen und CO_2

Bei O_2-Durchströmung erfolgt zunächst ein initialer, schwacher, kurzfristiger Frequenzabfall, gefolgt von einem steilen Anstieg zwischen 15 und 20% über der Normalfrequenz (Abb. 5). Das Frequenzmaximum wird ca. 20 Minuten nach



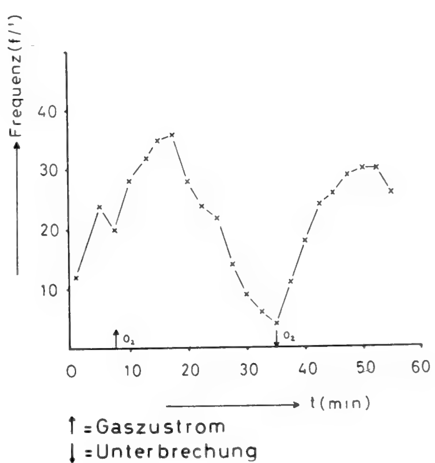


Abb. 5.

Versuchsbeginn erreicht. Eine Herabsetzung der Frequenz bis auf Werte unter 10/Min. tritt nach 1 Stunde O_2-Durchströmung ein. Wird die O_2-Zufuhr im Verlaufe des Frequenzabfalls unterbrochen, so kommt es zu einem vorübergehenden Frequenzanstieg, begleitet von einer geringfügigen Amplitudenzunahme (Abb. 6 u. Abb. 7).

Der Einfluss von Carbogen ist zunächst analog dem Sauerstoff. Auch hier kommt es nach Unterbrechung der Gaszufuhr während der Frequenzabnahme zu einer erneuten Frequenzsteigerung. Die normale Pulsfrequenz wird aber nicht mehr erreicht.

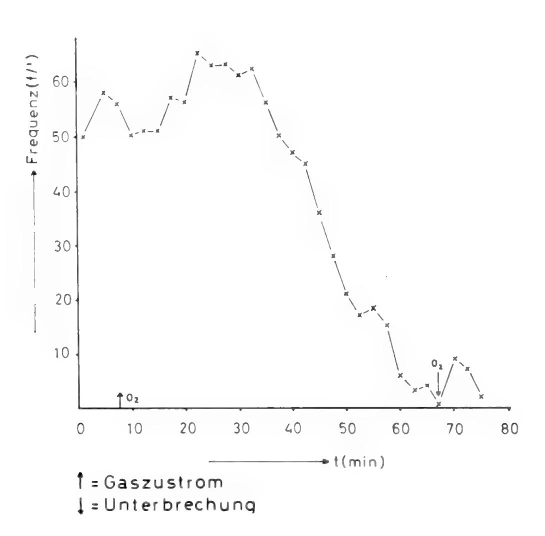


Abb. 6.

O_2-Beeinflussung von Elektrovenogramm und Myogramm

a) in atmosphärischer Luft

b) 15 min in O_2

f=52/'

f=68/'

c) 45 min in O_2

Vena portae, is.
Mus m. f. alba

10 sec

f=18/'

Abb. 7.

Wie beim O_2 wurde auch in den Carbogenversuchen während des Frequenzanstiegs bis zum Maximum eine Amplitudenzunahme registriert (Abb. 8). Während der Phase der raschen Frequenzabnahme ist eine Amplitudenverkleinerung

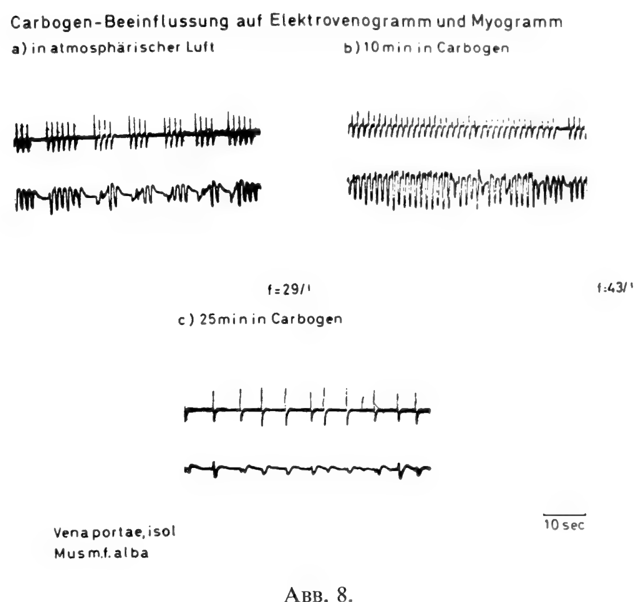


Abb. 8.

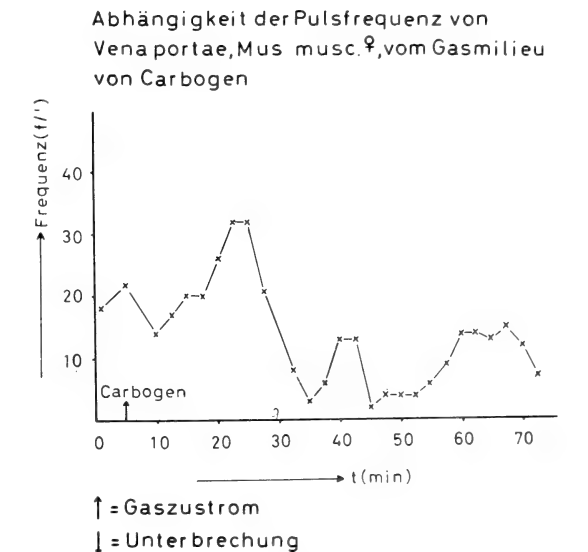


Abb. 9.

typisch. Zu einem vollständigen Pulsstillstand kommt es auch bei langfristiger Carbogeneinwirkung nicht (Abb. 9). Niedrigste Frequenzwerte liegen bei 2 und 3/Min. Die CO_2-Empfindlichkeit der Portalvene ist auffallend. Bereits während der ersten Durchströmungsminute sinkt die Pulsfrequenz unter 10 Min. Nach ca. zwei Minuten erfolgt reversibler Pulsstillstand (Abb. 10). Wird kurz vor dem Gefässstillstand mit der O_2-Zufuhr begonnen, so kommt es zu einem raschen Frequenzanstieg, wobei allerdings die Normalfrequenz nicht mehr erreicht wird. Bemerkenswerterweise ergibt eine erneute CO_2-Einwirkung einen anderen Effekt:

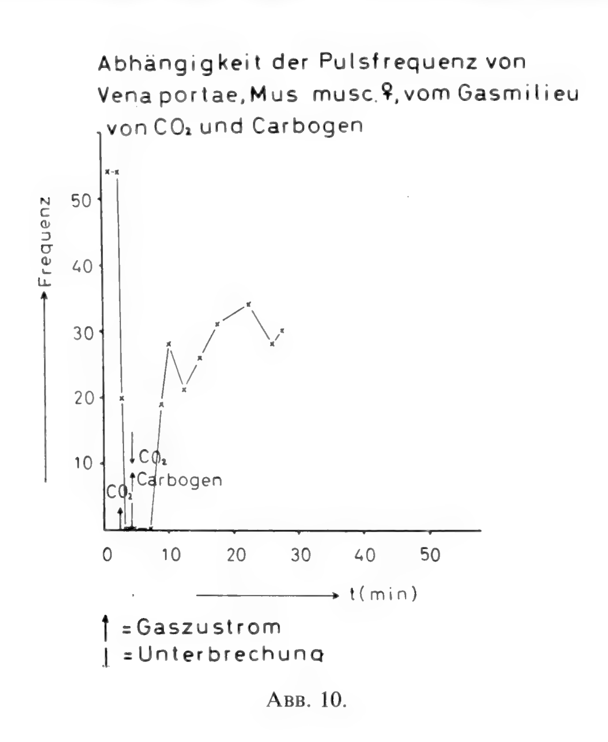


Abb. 10.

Der Pulsstillstand tritt jetzt erst nach 5 Minuten ein. Wiederum nach O_2-Zufuhr setz der Gefässpuls ein, der Vorgang ist somit reversibel (Abb. 11). Bei CO_2-Durchströmung wurde keine Veränderung der Gefässamplitude beobachtet, hingegen wird das Aktionspotential im Sinne einer Amplitudenvergrösserung beeinflusst (Abb. 12) was wie anzunehmen ist, auf eine CO_2-bedingte Veränderung der ionalen Verhältnisse an der Membran zurückzuführen sein dürfte. Fortgesetzte vergleichende Gefässuntersuchungen sollen weiter abklären, ob es mit der Applikation von Atemgasen und Atemgiften gelingen kann, eine Differenzierung von Automatiegeschehen und Stoffwechsel in der Gefässwand durchzuführen, bzw. ob es möglich ist mit dieser Methode den Zusammenhang von Schrittmachervor gängen und Metabolismus aufzudecken.

Meiner technischen Assistentin Frau RENATE BACH spreche ich für die Durchführung der Versuche den besten Dank aus.

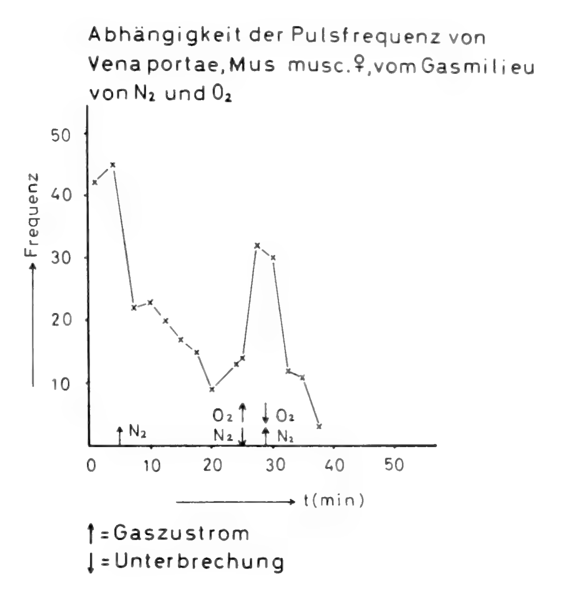


ABB. 11.

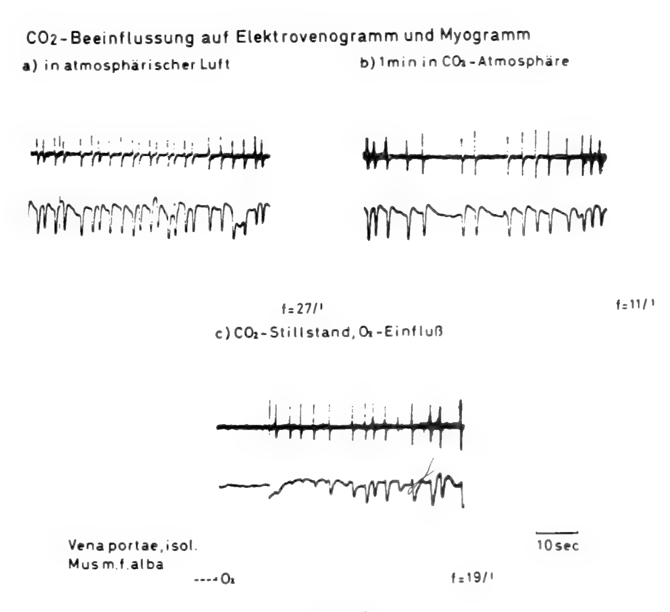


ABB. 12.

ZUSAMMENFASSUNG

Auf O_2-Entzug in der Atmosphäre (anaeorobe Bedingungen) reagiert die aktiv-pulsierende Portalvene der Maus in zwei Phasen. In der ersten Phase kommt es zu einem steilen Frequenzabfall (Primäreffekt). Nachdem nun die Pulsfrequenz ca. 50% des Ausgangswertes beträgt, wird in einer zweiten Phase (Sekundäreffekt) die kontinuierliche Abnahme der Pulsfrequenz durch einen Adaptationsmechanismus verlangsamt, der als Schutz gegen eine weitere O_2-Mangelschädigung aufzufassen ist.

RÉSUMÉ

En l'absence d'oxygène, la veine Porte de la souris réagit en deux phases: d'abord par un abaissement rapide de la fréquence des pulsations autonomes jusqu'à 50% de la fréquence initiale; puis cet abaissement continue, mais plus lentement, fieiné par un mécanisme d'adaptation qui tend à limiter les dégâts dus au manque d'oxygène.

SUMMARY

In lack of O_2 the portal vein of the mouse reacts in two phases: First, by a rapid inhibition of the autonomous pulsation frequency (50% of the initial frequency). Second, a continuous inhibition, but slower, braked by an adaptation mechanism which tends to limit the damage due to the lack of O_2.

LITERATUR

Mislin, H. 1963. *Zur Funktionsanalyse des Hilfherzens (Vena portae) der weissen Maus (Mus musculus f. alba).* Revue Suisse de Zoologie 70, 2 (N° 23).

— 1947. *Das Präparat des Venensäckchens.* Helv. Physiol. Acta 5, C-3—C-4.

— 1949. *Über die Beteiligung des Sauerstoffs bei der Tätigkeit der isolierten, aktiv pulsierenden Flughautvene (Microchiroptera).* Helv. Physiol. Acta 7, C-15—C-16.

— 1959. *Zum Problem der Selbstregulation des Venenherzens (Chiroptera).* Helv. Physiol. Acta 17, C-27—C-31.

Reeves, R. B. 1963. *Energy cost of work in aerobic and anaerobic turtle heart muscle.* Am. J. Physiol. 205 (1): 17—22.

N° 31. **H. Moser, I. Hadji-Azimi** and **S. Slatkine.** — Culture of cells and tissues derived from the south African frog *Xenopus laevis* (Daudin).[1,2] (8 figures and 4 tables.)

Station de Zoologie expérimentale, Université de Genève, Suisse.

Abstract

The procedures for layer-cultures of *Xenopus laevis* cells, tissues and organ fragments adapted by or developed in our laboratory are described, and some preliminary observations with explanted *Xenopus* cells are reported.

Introduction

In order to study with *in vitro* methods certain problems of Amphibian development, we established, during the past year, a tissue culture laboratory at the Station de Zoologie expérimentale (University of Geneva). With the aid of modern methods (Moser, H., 1960) we initiated a project to produce primary cell cultures derived from *Xenopus laevis* (Daudin) and to establish eventually permanent cell strains thereof.

Xenopus cells and small tissue fragments isolated and explanted according to the procedures currently in use with mammalian and avian cells generally respond well to *in vitro* conditions if the tonicity of the nutrient media and wash solutions and the incubation temperature are sufficiently lowered, and if the concentration of cells in the inocula for the initiation of primary cultures is increased. An exception are the very large and fragile cells of early embryonic stages which do not stand well the standard enzymatic methods of cell dispersion (Rafferty, K. A., in press). According to our experience an osmolarity corresponding to 80% of that one of mammalian liquid media[3] and an incubation

[1] Supported by grant No. 4411 from the Fond National de la Recherche Scientifique Suisse, and by a grant from the A. and J. CLARAZ Foundation.

[2] The authors wish to express their gratitude to Professor Michail Fischberg for his continued personal interest in this work and for the generous support he has given for it's execution. The authors also wish to thank for the technical help rendered by Mlle. Lotte Voll, Mlle. Mireille Maye, Mlle. Dr. Janina Kapinska and Mlle. Walburg Riemann.

[3] Balls and Ruben (1966) report the successful growth of primary *Xenopus laevis* cell cultures in a medium composed of 50% Leibovitz-L15, 40% H_2O and 10% fetal bovine serum, that is, in a growth medium of an osmolarity of only 60% of that of mammalian cell culture media. Our experience has clearly shown that this medium is hypotonic for the majority of cells derived from Xenopus laevis tissues and causes rapid lysis of large numbers of cells in primary explant cultures. However, undoubtedly certain (selected) Anuran cell types survive in growth media of 60% osmolarity, as this is demonstrated by the fact that J. J. Freed has been able to establish, in this type of growth medium, an autodiploid cloned cell strain of *Rana pipiens* (ICR-RPH-134cl).

temperature of 25° C yields satisfactory results with cells derived from advanced embryos, tadpoles and adult *Xenopus*.

Although successful cultivation of Amphibian cells *in vitro* has been reported previously (WOLF, K., QUIMBY, M. C., PYLE, E. A. and DEXTER, R. P., 1960; FREED, J. J., 1962; SHAH, V. C., 1962; WOLF, K., and QUIMBY, M. C., 1964; RAFFERTY, K. A., 1965; BALLS, M. and RUBEN, L. N., 1966) we shall take the opportunity of this conference to make you familiar with the culture procedures which have been developed in or adapted by our laboratory in Geneva, and to report to you some of our preliminary observations with cultured *Xenopus* cells.

THE SOURCES OF PRIMARY CELL AND TISSUE CULTURES

As source materials foı primary *Xenopus laevis* cell and tissue cultures we have chosen so far (A) whole embryos and whole young swimming tadpoles, (B) internal organs (for example kidney) of normally reared frogs and tadpoles. Since contamination with micro-organisms and other parasites is quite a problem with aquatic animals such as is *Xenopus laevis*, the source materials must be decontaminated prior to explantation procedures.

A. *Decontamination of eggs and production of aseptic embryos and young swimming tadpoles*

For the production of aseptic embryos and aseptic young swimming tadpoles healthy fertilized *Xenopus* eggs (2-8 cell stages) are selected and decontaminated by the following steps: 1. A 24-hour bath at room temperature in our basic antibiotics rearing medium ABIOT-RS-A1, a medium which contains penicillin G (300 units per ml), streptomycin sulfate (300 μg per ml) and tetracycline-HCl (10 μg per ml) in 1/10-strenght NIU and TWITTY electrolyte solution (see Table I); 2. treatment of normally developed eggs with 1% solutions of Lysol or Desogen (GEIGY) for 10" to 15", and with 70% ethanol for 10" to 20"; 3. aseptic removal of the jelly and the vitelline membranes, with steıile watch-maker's forceps in antibiotics rearing medium ABIOT-RS-A1. The liberated embryos are subsequently transfered, with antibiotics-rearing medium ABIOT-RS-A2 (see Table I) which contains in addition to the above mentioned antibiotica and electrolytes sulfathiazole at a concentration of 0.05% (see Table I) into sterile covered 60 mm-diameter Petri-dishes or into small loosely capped Erlenmeyers. The liberated embryos are reared by daily transfer into fresh ABIOT-RS-A2 until they are selected for explantation. Individuals which have been let to develop into ready-to-feed young tadpoles in ABIOT-RS-A2 are transfered, prior to their use for explantation purposes, into our antibiotics-rearing medium ABIOT-RS-A3 (see Table I) where they are exposed for not more than 2-3 hours

to a powerful antifungal agent, amphotericin B or Fungizone (SQUIBB), at a concentration of 3 μg per ml [1].

TABLE I

Composition of media for aseptic rearing of embryos and young tadpoles of Xenopus laevis

		Rearing Media (1000 ml)		
		ABIOT-RS-A1	ABIOT-RS-A2	ABIOT-RS-A3
$\frac{1}{10}$-strength NIU + TWITTY electrolyte solution	NaCl	340 mg	340 mg	340 mg
	KCl	5 mg	5 mg	5 mg
	$Ca(NO_3)_2.4H_2O$	8 mg	8 mg	8 mg
	$MgSO_4.7H_2O$	21 mg	21 mg	21 mg
	$Na_2HPO_4.12H_2O$	28 mg	28 mg	28 mg
	KH_2PO_4	2 mg	2 mg	2 mg
	$NaHCO_3$	20 mg	20 mg	20 mg
	H_2O	1000 ml	1000 ml	1000 ml
	Penicillin G	300,000 units	300,000 units	0 units
	Streptomycin sulfate	300 mg	300 mg	0 mg
	Tetracycline-HCl	10 mg	10 mg	0 mg
	Sulfathiazole	0	500 mg	0 mg
	Fungizone-Squibb (Amphotericin B)	0	0	3 mg

Add 2 ml of IN/NaOH to each solution before sterilization.
Sterilized by filtration through Millipore filter, type GS, 0.22 μ pore size, under position pressure;
All media stored frozen at —25° C and protected from exposure to light, until used.

B. *Decontamination of normally reared tadpoles and of frogs*

Prior to the explantation procedures normally reared tadpoles are starved for several days, then transfered to our rearing-medium ABIOT-RS-A2 and kept there for 48 hours with daily transfers into fresh medium at room temperature.

Frogs, selected for the preparation of cultures from internal organs (kidney, spleen etc.) are bathed for a few minutes in dilute solutions of Haemo-Sol (MERZ and DADE), anestesized in 1:2000 solution of M. S. 222 (SANDOZ), then washed quickly in 1% solutions of Lysol or Desogen (GEIGY), and subsequently brushed over superficially with 70% ethanol.

[1] Fungizone is highly toxic to embryos and larvae of *Xenopus laevis*. In embryos it causes extensive damage to the developing axial structures and ultimately death of the hatching embryos. Fully developed tadpoles, on the other hand, do not survive continuous exposure to Fungizone at concentrations which effectively suppress fungal contaminations (3 μg per ml). Therefore, Fungizone cannot be incorporated into media for the rearing of embryos and young tadpoles, and exposure of fully developed tadpoles to this antibiotic must be limited to a few hours.

Methods of cell dispersion

A. *Adult and advanced larval tissues*

Cell suspensions derived from internal organs (for example kidney) of frogs and of large tadpoles are prepared by treating tissues with our standard cell-dispersion medium CDM-A1 which contains 0.5% trypsin in Ca^{++} and Mg^{++} free Barth-electrolyte solution, D(—)-glucose, bovine albumin and antibiotics (see Table III). Decontaminated adults or larvae are transfered into sterile operating dishes, dissected with sterile forceps and scissors, and the isolated organs are washed twice in sterile wash-medium WS-AO (see Table II). The tissue is cut into small pieces in a Petri dish containing trypsinization medium CDM-A1. Subsequently the tissue fragments are transfered into a pyrex test tube and overlaid with 5 ml of fresh cell-dispersion medium. Trypsinization is carried out at room temperature with occasional manual agitation, the trypsin solution being replaced with fresh solution at intervals of 20 minutes. With each media change the supernatant cell suspension is collected and introduced into a flask to which has been added previously, in order to inhibit further action of trypsin upon isolated cells, 10 ml of complete growth medium (TCM-A2). Finally the pooled cell suspension including the remaining undigested tissue fragments are centrifuged for 10 minutes at 112 G (1000 rpm at a radius of 10 cm), and the cells resuspended in fresh growth medium. The harvest of cells is planted into culture dishes or vessels in aliquots of a few hundred thousand cells per 4 to 5 ml liquid medium.

Table II

Composition of Ca^{++} and Mg^{++} free wash-solutions for Xenopus laevis cells and tissues

		Wash solutions (1000 ml)	
		WS-A0	WS-A3
Ca^{++} and Mg^{++} deficient BARTH electrolyte solution.	Na Cl	6.800 grams	6.800 grams
	KCL	0.100 grams	0.100 grams
	$Na_2HPO_4 12\ H_2O$	0.277 grams	0.277 grams
	KH_2PO_4	0.020 grams	0.020 grams
	$NaHCO_3$	0.200 grams	0.200 grams
	H_2O	1000 ml	1000 ml
	Penicillin G cryst	0.000 units	300,000 units
	Streptomycin sulfate	0.000 grams	300 mg
	Tetracycline-HCl	0.000 grams	10 mg

WS-A0: Sterilized by autoclaving for 30 minutes at 121° C; stored at room temperature in 100 ml aliquots in screw capped bottles.
WS-A3: Sterilized by filtration through Millipore filter, type GS, 0.22 μ pore size, under positive pressure. Stored frozen at —25° C in 100 ml aliquots in screw capped bottles, until used.

B. *Embryonic and young larval tissues*

The continuous cell dispersion methods applied to adult Xenopus laevis tissues do not yield satisfactory results with the larger and more fragile cells of embryos and young ready-to-feed tadpoles. Therefore, cell suspensions derived from whole embryos (stages 35 to 40) and from whole young swimming tadpoles (stages 42 to 45) are prepared as follows: Aseptically reared embryos or larvae are minced into small pieces (usually in numbers of 7-10) and the material transfered into a pyrex test tube containing 5 ml of cell-dispersion medium. In the case of advanced embryos the cell-dispersion medium contains either 0.017% versene (cell dispersion medium CDM-A2, see Table III) or a mixture of 0.01% versene and 0.2% trypsin (cell dispersion medium CDM-A3, see Table III); in the case of young swimming tadpoles the standard cell dispersion medium containing 0.5% trypsin (CDM-A1) is used. Cell dispersion is carried out at room temperatuie for a fixed period of 2 hours without agitation. Thereafter the isolated cells and the remaining undigested tissue fragments are harvested by centrifugation at 112 G for 10 minutes, resuspended in 6 ml of growth medium TCM-A2, and aliquots of the cell suspension (usually 2 ml) seeded into culture vessels.

TABLE III

Composition of cell-dispersion media for Xenopus laevis

	Cell-dispersion media (1000 ml)		
	CDM-A1	CDM-A2	CDM-A3
NaCl	6.80 grams	6.80 grams	6.80 grams
KCl	0.10 grams	0.10 grams	0.10 grams
$Na_2HPO_4.12\ H_2O$	0.30 grams	0.30 grams	0.30 grams
KH_2PO_4	0.02 grams	0.02 grams	0.02 grams
$NaHCO_3$	0.20 grams	0.20 grams	0.20 grams
D(+)-glucose	1.00 grams	1.00 grams	1.00 grams
Bovine albumin fraction V (powder)	1.50 grams	0.00 grams	0.60 grams
Versene [1]	0.00 grams	0.17 grams	0.10 grams
Trypsin, Difco 1:250	5.00 grams	0.00 grams	2.00 grams
Phenol red solution, 1% [2]	1 ml	1 ml	1 ml
Penicillin G cryst	300,000 units	300,000 units	300,000 units
Streptomycin sulfate	300 mg	300 mg	300 mg
Tetracycline-HCl	10 mg	10 mg	10 mg
H_2O	999 ml	999 ml	999 ml

Sterilized by filtration through Millipore filter, type GS, 0.22 μ pore size, under positive pressure. Stored frozen in 50 to 100 ml aliquots in screw capped bottles at —25° C, until used.

[1] Ethylene diamine tetra acetic acid —Na_2.

[2] DIFCO TC Phenol Red solution.

Growth media

The unavailability of a CO_2-flow cabinet suggested to us the use of the Leibovitz-L15 nutrient medium as the basal (molecular) component of our growth media for *Xenopus* cells. L15 has been described (A. Leibovitz, 1963) as a nutrient liquid for the propagation and maintenance of mammalian cell and tissue cultures in free gaseous exchange with the atmosphere, using free base amino acids, notably L-arginine, instead of sodium bicarbonate as the buffer. L15 contains, in addition to the essential amino acids, vitamins and electrolytes for growth of mammalian cells, D(+)-galactose and sodium pyruvate (instead of D(+)-glucose), several non-essential amino acids and amides (for example glycine, L-serine, L-asparagine), $CaCl_2$, and the antibiotics penicillin, streptomycin and Fungizone (SQUIBB). When supplemented with fetal calf serum at final concentrations of from 10% to 20% and when diluted with H_2O to amphibian osmolarity (80% of mammalian osmolarity), L15 is an excellent growth medium for monolayer and organ cultures derived from *Xenopus laevis* (Daudin).

For the maintenance of permanent cell strains of Xenopus laevis [1] and for the maintenance of already well initiated primary-explant cultures of Xenopus we are using a growth medium (maintenance medium TCM-A1, see Table IV) which is composed of 70% (by volume) of L15, 20% (by volume) of H_2O and 10% (by volume) of fetal bovine serum.

Table IV

Composition of growth media for cells of Xenopus laevis

	Growth media (1000 ml)	
	TCM-A1	TCM-A2
Leibovitz-L15 basal medium (HYLAND LABORATORIES)	700 ml	600 ml
H_2O	200 ml	200 ml
Fetal Bovine Serum (HYLAND LABORATORIES)	100 ml	200 ml

Sterilized by filtration through Millipore filter, type GS, 0.22 μ pore size, under positive pressure. Stored frozen in 100 ml aliquots in screw capped bottles at —25° C, and protected from exposure to light, until used.

Our experience has shown that the increase of the concentration of fetal bovine serum from 10% to 20% greatly improves the efficiency of L15 in initiating

[1] The permanent heteroploid cell strains derived by K. A. Rafferty, Jr., from adult *Xenopus laevis* liver, cell strain A8, and from adult *Xenopus laevis* kidney, cell strain A6.

primary explant cultures. Therefore, for explantation procedures we are using now exclusively a growth medium (primary-explant medium TCM-A2, see Table IV) which contains 60% (by volume) of L15, 20% (by volume) of H_2O and 20% (by volume) of fetal bovine serum. Because of the relatively high concentration of fetal bovine serum and consequently of the relatively high concentration of the fetuin rich α-globulins, even fairly large tissue fragments attach to the surface of the culture vessels readily and without artificial supporting structures (plasma clot etc.) in this growth medium, and cell proliferation is often initiated already within 48 hours after explantation.

In order to preserve the potency of the antibiotica and to avoid decomposition of L-glutamine the growth media are stored frozen before being used.

Culture vessels, incubation temperature, pH and nutrient changes

Normally we grow monolayer cultures of Xenopus laevis in sterile plastic tissue culture flasks (FALCON) with a surface area of 25 cm² and a capacity for 30 ml. The ideally flat inner surface of these flasks facilitates observation of explanted cells. Normally cultures grown in these flasks are overlaid with 4 ml of growth medium. Monolayer cultures are also grown by us on micro-slides in 60 mm diameter Petri-dishes containing 5 ml of growth medium and kept in a humified atmosphere.

According to our experience monolayer and organ cultures derived from Xenopus tissues grow with near-optimum rates at temperatures ranging from 20° C to 26° C, and at pH values ranging from 7.0 to 7.5. We have found that primary and established cultures derived from Xenopus laevis can be maintained without appreciable growth and without significant impairment of cell viability at a temperature of 10° C to 11° C for long periods of time, provided the nutrient medium is replaced with fresh medium once every two weeks. Cultures grown at 25° C or at room temperature are usually fed at intervals ranging from 4 to 5 days.

Observations with xenopus laevis kidney-cell cultures

When explanted in our growth media TCM-A1 or TCM-A2 at a temperature of 25° C *Xenopus laevis* kidney cells attach within 24 to 48 hours to the glass or plastic surface of the culture vessels. Foci of flattened transparent polygonal shaped cells appear within 48 to 72 hours after explantation, most frequently around the periphery of cell-clumps or of small fragments. Monolayer kidney-cell cultures are normally produced within incubation periods ranging from 7 to 10 days, but in several instances cell cultures prepared from *adult* Xenopus laevis kidneys degenerate spontaneously before monolayer formation is completed (see also Granoff, A., Came, P. E. and Rafferty, K. A. Jr.; 1965). Explanta-

tion of kidney cells derived from premetamorphotic *tadpoles* of Xenopus yields more constant results than the explantation of adult cells.

The formation of the kidney-cell monolayer cultures is not the result of cell migration from the tissue fragments and the cell clumps but due mainly to active cell proliferation, which is indicated by numerous mitosis, especially in young cultures. Kidney-cell monolayer cultures are composed predominantly of polygonal shaped epithelioid cells (see figure 1a); in certain areas of these cultures, however, colonies of elongated fibroblast-like cells can be detected (see figure 1b).

Primary kidney cell cultures of Xenopus laevis maintained in our growth media TCM-A1 and TCM-A2 remain diploid. As can be seen from figure 2a, b, c, cells which have been cultured for 10 days in TCM-A1 and are undergoing mitosis exhibit the normal-diploid chromosome complement of Xenopus laevis (2N = 36).

Attempts to subculture kidney-cell monolayer cultures derived from adult Xenopus source material have completely failed so far. This behaviour is not surprising at all as also, according to our experience, normal-diploid kidney cells of adult vertebrates have a very limited capacity for cell division *in vitro* and possibly also *in vivo*.

PLANCHES I AND II

FIG. 1*a* AND *b*

Monolayer culture of adult *Xenopus laevis* (Daudin) kidney cells grown in TCM-Al for 10 days at room temperature: *a)* epithelioïd cells (magnification, 380 X); *b)* colony of fibroblast-like cells (magnification, 390 X). Fixed (Bouin) and stained (Hematoxylin-eosin).

FIG. 2*a* AND *b*

Chromosome complement of kidney cells of premetamorphotic tadpoles of *Xenopus laevis* (Daudin) cultivated *in vitro* in TCM-Al for 7 days at 25° C: *a)* prophase chromosomes (magnification, 7625 X); *b)* metaphase chromosomes (magnification 8125 X).

FIG. 5

Living primary-explant culture derived from whole advanced *Xenopus laevis* embryos (stages 35 to 40), grown in TCM-A2 for 3 months at room temperature: Sheets of epithelioïd cells; magnification, 312 X.

FIG. 6

Primary-explant culture derived from whole advanced embryos of *Xenopus laevis* (stages 37 to 40, grown for 3 weeks at room temperature in TCM-A2: Sheet of fibrocyte-like cells. Magnification 160 X. Fixed (Bouin) and stained (Hematoxylin-eosin).

FIG. 7*a*

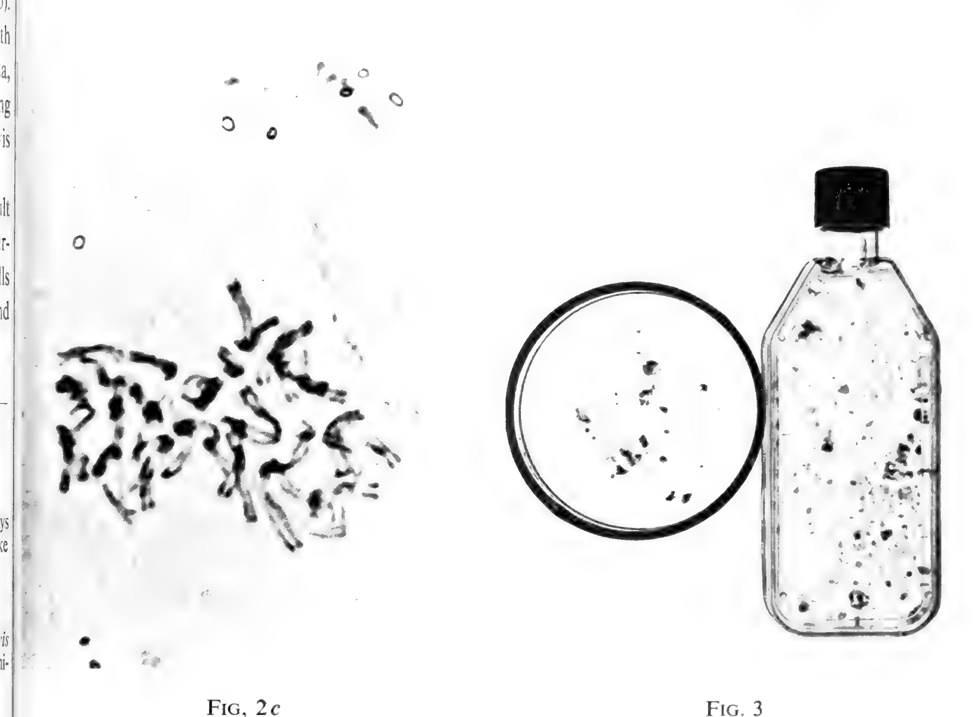
Primary-explant culture derived from whole young *Xenopus laevis* tadpoles (stages 42 to 45), grown at room temperature in TCM-A2: *a)* colony of differentiating melanoblasts (culture 2 weeks old), magnification, 160 X.

FIG. 8

Primary-explant culture derived from whole advanced embryos of *Xenopus laevis* (stages 37 to 40), grown for 3 weeks at room temperature in TCM-A2: Giant transparent cells of unknown origin and function. Magnification, 320 X. Fixed (Bouin) and stained (Hematoxylin-eosin).

Observations with cultures derived from Xenopus laevis whole embryos and whole tadpoles

Practically without exception luxuriously growing cultures are obtained when cells and small tissue fragments isolated from advanced Xenopus embryos (stages 35 to 40) and from young swimming Xenopus tadpoles (stages 42 to 45)



Fig, 2*c*

c) early-anaphase chromosomes (magnification, 7750 X). Hypotonic treatment directly on culture slides (10 minutes at room temperature in 20% WS-AO + 80% H_2O); fixed (Acetic acid — methanol mixture 1:3), air dried and stained (Orceïn).

Fig. 3

Primary-explant cultures derived from whole advanced embryos and whole young tadpoles of *Xenopus laevis*, grown in TCM-A2 at room temperature: Petri-dish culture 2 weeks old, flask culture 3 weeks old. Fixed (Bouin) and stained (Hematoxylin-eosin).

are explanted with growth medium TCM-A2 (see Figure 3). Fetal bovine serum at a concentration of 20% (by volume) in the primary-explant medium causes rapid and tight attachment to the surface of the culture vessels not only of isolated cells and small cell clumps but also of relatively large fragments of organs such as tail (see Figure 4a) or intestinal tract (see Figure 4b). In these cultures cells begin to multiply almost immediately after attachment, that is usually

48 hours after explantation. Actively proliferating cells are predominantly of the epthelioid varieties. Within an incubation period ranging from 2 to 3 weeks the undifferentiated and actively proliferating cells form large dense sheets of epithelioid cells (see Figure 5) or usually less dense sheets of fibrocyte-like cells (see Figure 6). Many elements in these highly heterogeneous primary cultures

FIG. 4*a*

Primary-explant culture derived from whole young *Xenopus laevis* tadpoles (stages 42 to 45), grown for 2 weeks at room temperature in TCM-A2. Fixed (Bouin) and stained (Hematoxylin-eosin). *a)* Section of the axial structure of the tail with expanding epithelioid-cell sheet (magnification, 148 X).

FIG. 4*b*

b) Section of the intestinal tract (magnification, 160 X).

undergo active differentiation. Melanoblasts and early stages of pigmented cells (see Figure 7a) develop into fully differentiated melanophores (see Figure 7b, c). A particular cell variety in the explant yields giant uni-nucleated cells whose highly transparent cytoplasm contains many large fibrilles (see figure 8). Other already differentiated elements in the explant, such as for example notochord tissue, retain their structural integrity for long periods of time, sometimes for more than three weeks at room temperature.

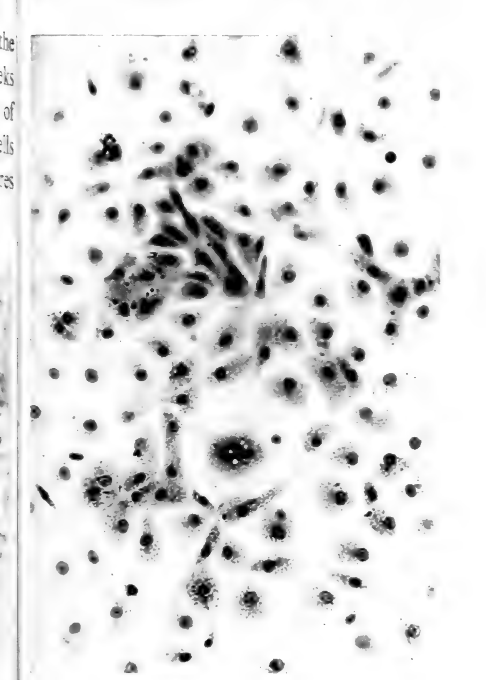


FIG. 1 *a*

FIG. 1 *b*

FIG. 2 *a*

FIG. 2 *b*

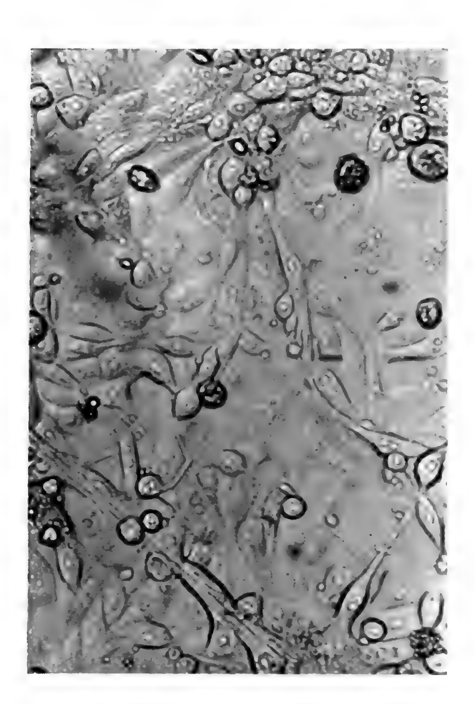


FIG. 5

FIG. 6

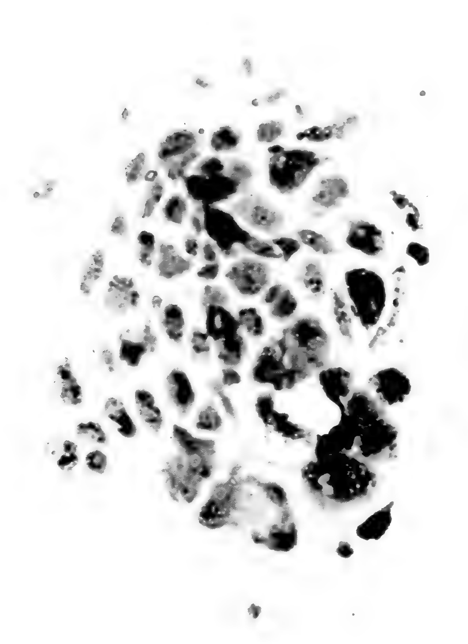


FIG. 7 *a*

FIG. 8

We have been able to maintain primary cultures derived from whole advanced *Xenopus* embryos without subcultering them for almost four months now. In these aging cultures certain cell varieties have undergone a process of degeneration while the epithelioid cells which form the dense cell sheets have retained their viability and their capacity for active proliferation.

FIG. 7*b*

b) colony of fully differentiated melanophores (culture 1 month old), magnification, 148 X.

FIG. 7*c*

c) fully developed melanophores in 1 month old culture, magnification 1480 X. Fixed (Bouin) and stained (Hematoxylin-eosin).

Infections with fungi and with other micro-organisms of these primary-explant cultures have been no problem at all, yet their subculture has proved to be very difficult. In order to establish normal-euploid cell strains from embryonic *Xenopus* sources, our methods of subculturing must be substantially improved.

REFERENCES

BALLS, M. and L. N. RUBEN. 1966. *Cultivation in vitro of normal and neoplastic cells of Xenopus laevis*. Exptl. Cell Res. 43: 694-695.

FREED, J. J., 1962. *Continuous cultivation of cells derived from haploid Rana pipiens embryos*. Exptl. Cell Res. 26: 327-333.

Granoff, A., P. E. Came and K. A. Rafferty. 1965. *The isolation and properties of viruses from Rana pipiens: Their possible relationship to the renal adenocarcinoma of the Leopard frog.* Ann. N.Y. Acad. Sc. 126: 237-255.

Leibovitz, A. 1963. *The growth and maintenance of tissue-cell cultures in free gas exchange with the atmosphere.* Am. J. Hyg. 78: 173-180.

Moser, H. 1960. *Modern approaches to the study of mammalian cells in culture.* Experientia 16: 385-432.

Rafferty, K. A. 1965. *The cultivation of inclusion associated viruses from lucke tumour frogs.* Ann. N.Y. Acad. Sc. 126: 3-21.

Rafferty, K. A. Jr. (in press). *Cultured amphibian cells: morphology and karyotype.*

Shah, V. C. 1962. *An improved technique of preparing primary cultures of isolated cells from adult frog kidney.* Experientia 18: 239-240.

Wolf, K., M. C. Quimby, E. A. Pyle and R. P. Dexter. 1960. *Preparation of monolayer cell cultures from tissues of some lower vertebrates.* Science 132: 1890-1891.

— and M. C. Quimby. 1964. *Amphibian cell culture: permanent cell line from the bull frog (Rana catesbeiana).* Science 144: 1578-1580.

N° 32. **Fabiola Müller.** — Methodische Gesichtspunkte zum Studium der Evolution der Säuger-Ontogenesetypen. (Mit 4 Textabbildungen und 2 Tabellen.)

Zoologische Anstalt der Universität Basel

Die Frage, wie sich die verschiedenen Ontogeneseformen der Säugetiere im Laufe der Stammesgeschichte entwickelt haben, fordert besondere methodische Ansätze. Ein derartiges Studium hat ja nicht fossil belegte Adultformen, sondern transitorische Entwicklungsstadien zum Gegenstand, die paläontologisch nicht dokumentiert sind. Zur Rekonstruktion des stammesgeschichtlichen Werdens stehen uns einzig ontogenetische Daten zur Verfügung. Ihre Verwendung ist einerseits in manchen Fällen durch den Umstand verunmöglicht, dass keine Rekapitulation des phylogenetischen Geschehens mehr vorliegt (*Ontogenese der Kiefergelenke*, Müller 1968b), anderseits ist sie auch durch die Komplexität der Probleme erschwert. Es geht ja

1. um die Frage, wie der Säugernesthocker, der ovipare der *Monotremen* sowohl als der vivipare der *Marsupialia* und *Eutheria* kontinuierlich aus dem Reptilnestflüchter evoluieren konnte,

2. wie das stammesgeschichtliche Werden der Säuger-Nestflüchter aus dem -Nesthocker sich vollzogen habe,

3. ob dieses Evolutionsgeschehen abgeschlossen sei und

4. wie das Nebeneinander aller möglichen durchlaufbaren Stufen: extreme Nesthocker, Nesthocker, Übergangsformen, primitive bis hoch evoluierte Nestflüchter bei den rezenten *Eutheria* zu deuten sei.

Es wird also notwendig, ontogenetische Gestaltungsprozesse zu finden, die einerseits weit genug in die Vorgeschichte der Säuger zurückreichen und die anderseits eine Rekapitulation früherer Bauplanprozesse darstellen. PORTMANN (1938) hat schon früh die Bedeutung der transitorischen Sinnesverschlüsse erkannt, die wegen ihrer gestaltlichen Konstanz für die Erforschung der Evolution der O-Typen innerhalb der Säuger eine zentrale Rolle spielen. Nun sind Ohr- und Augenverschluss zwar Rekapitulationen, doch reichen sie für unsere Zwecke nicht genügend weit in die stammesgeschichtliche Vergangenheit zurück; der Wangenverschluss ist phylogenetisch älter und dürfte, nach den Ergebnissen früherer Studien (MÜLLER 1968a) dort das erste Mal auftreten, wo bei den Säuger-Vorformen die Genese des sekundären Kiefergelenks (SKG) einsetzt. Die Bedeutung aller transitorischen Verschlüsse als einer methodischen Möglichkeit ist wesentlich. Ihr Aussagewert wird in Verbindung mit einem zweiten Arbeitsmittel aber noch gesteigert.

Die der zweiten methodischen Möglichkeit zugrunde liegenden ontogenetischen Gestaltungen genügen den oben erwähnten beiden Forderungen. Phylogenetisch alt und trotz der Bauplanunterschiede in der Sukzession vergleichbar sind bei Reptilien und Säugern die Ossifikationsprozesse. Wir wollen ihre Verwendung als Arbeitsmittel dadurch legitimieren, dass wir die Regelhaftigkeiten bezüglich ihrer Abfolge aufzeigen, die Sauropsiden und Säugern (die Monotremen vorerst ausgenommen) gemeinsam sind. Anschliessend wollen wir kurz die Möglichkeiten übersehen, die uns vergleichende Ossifikationsstudien in Kombination mit den Entwicklungsdaten der transitorischen Verschlüsse für eine Phylogenese der O-Typen gestatten.

Das Ossifikationsgeschehen als konservativer und weit in die stammesgeschichtliche Vergangenheit zurückreichender Prozess bietet weitere methodische Vorteile:

— die Einzelelemente der verschiedenen Baupläne sind dank der Homologien weitgehend dem Vergleich zugänglich gemacht; die besonders im Kopfskelett auftretenden Bauplanänderungen z. B. hinsichtlich des Deckknocheninventars sind durch Beibehaltung der Ossifikationsfolge geeignet, das Generelle der Prozesse zu unterstreichen (z. B. Beibehaltung der Ossifikationsfolge durch das Mammalia-Pterygoid, die jener des lateralen Para-

sphenoids der Reptilien entspricht). Sukzessionsänderungen, die als Heterochronien in der Evolution allgemein und zum Teil auch für die Entstehung der Ontogenesetypen eine so grosse Rollen spielen, können auf grund der Homologie und der Abweichung von einem gemeinsamen Zeitplan festgestellt werden. Wir werden ihnen nochmals begegnen.

— Der Ossifikationszustand darf als Repräsentant der Gesamtentwicklung gelten. Auf dieser Erfahrungseinsicht beruhen die Altersbestimmungen besonders menschlicher Feten auf grund ihres Verknöcherungsgrades (Mall 1910/18, Hill 1938 u. a.). Damit ist uns ein Mittel gegeben, dieser durch die Ossifikation repräsentierten Gesamtentwicklung die Cerebralisationsprozesse gegenüberzustellen und jene Geschwindigkeitsveränderungen zu messen, die in der Stammesgeschichte der *Eutheria* mit der Cerebralisationssteigerung auftreten.

— Wegen klarer Abgrenzbarkeit der Verknöcherungs-Einheiten werden neben qualitativen, differenzierte quantitative Vergleiche relativ leicht durchführbar.

Welches sind nun die für Sauropsiden und vivipare *Mammalia* geltenden, die Ossifikationsfolge betreffenden Regelmässigkeiten? Wir berücksichtigen für die chondrocraniale Ossifikation sowohl als für die Ersatzverknöcherung der Gliedmassen lediglich die primären Ossifikationszentren, d. h. die Hauptzentren der flachen und die diaphysären Zentren der langen Elemente.

Für die Verknöcherung im Kopfskelett (Tab. 1) gelten:

1. Die Ersatzossifikation setzt nach der Bildung der ersten Deckknochenanlagen ein;
2. die Ablösung durch die Ersatzknochenbildung erfolgt so, dass die beiden Ossifikationsprozesse kurzfristig simultan ablaufen und zwar betrifft die chondrale Verknöcherung die Occipitalia, die desmale die Genese des Parietale bei Vögeln, *Crocodylus*, *Lacerta*, jene des Interparietale bei den *Marsupialia* und *Eutheria*;
3. zu den ersten Ersatzknochen gehören Supra-, Ex- und Basioccipitale, bei den Sauropsiden ausserdem das Quadratum, bei den viviparen *Mammalia* das Alisphenoid (= homolog einem Abschnitt des Palatoquadratum der Reptilien), nicht aber der Incus.

   Liegt ein verknöchertes Alisphenoid jedoch bei noch vollständig knorpeligem Chondrocranium vor, so ist nachzuprüfen, ob es nicht etwa ein desmales Element (Lamina obturatoria) darstelle, was für die Ableitung der *Mammalia* aus Säugervorstufen zu wissen wichtig ist (Müller 1968c);

4. die Verknöcherung der Ohrkapsel erfolgt in allen drei Gruppen nach jener der Occipitalia. Bei den Säugern setzt der Ossifikationsbeginn der Gehörknöchel nach jenem der Ohrkapsel ein, während bei Reptilien und Vögeln Quadratum, Articulare und Stapes vor oder gleichzeitig mit der Capsula auditiva verknöchern; das heisst also, dass bei den *Mammalia*, *Cavia cobaya* ausgenommen, die Ossifikation des primären Kiefergelenks zeitlich retardiert ist. Diese mit der Genese des sekundären Kiefergelenks in Beziehung stehende Heterochronie lässt einen Vergleich der Gehörknöchel nur im Bereich der *Mammalia* zu;
5. das Ethmoidale der Säuger ossifiziert nach den Gehörelementen.

Tab. 1a

Sukzession der Verknöcherungen; Ontogenesetypen der Säuger

	Gliedmassenelemente	desmale Kopfelemente	chondrale Kopfelemente
STADIUM VF *	Clavicula Scapula, Spina Humerus Radius Ulna Femur Tibia und Fibula Ilium	Dentale Maxillare Praemaxillare Parietale Frontale Pterygoid Palatinum Jugale Squamosum Vomer Nasale Lacrimale	
STADIUM EU-NH **	Metacarpalia II-V Metatarsalia II-V Endphalangen 2-5 Metacarpale I Ischium	Tympanicum Goniale Interparietale	Exoccipitalia Basioccipitale Alisphenoid Basisphenoid Supraoccipitale
	mittlere und Grundphalangen der Hand		Orbitosphenoid Praesphenoid
ÜBERGANGSFORM	Pubis Tarsalia: Beginn Carpalia: Beginn		Petrosum Malleus, Incus Siebbeinplatte
NESTFLÜCHTER	Tarsalia und Carpalia ossifiziert		

* VF = Vorfahren — Neonatus
** Eu-NH = Eutheria — Nesthocker — Neonatus

Von diesen den Kopf betreffenden Regelmässigkeiten weichen die Monotremen insofern ab, als desmale und chondrocraniale Ossifikationsprozesse sich nicht überlappen. Wir werden für diese Säugergruppe noch weitere Heterochronien feststellen können.

Für die Verknöcherung des Extremitätenskeletts gelten:

1. bei den Beutlern, Eutherien, Vögeln *(Gallus, Cataracta skua, Columba Parus caeruleus, Jynx torquilla)* und bei Reptilien (*Sphenodon*, Eidechsen beginnt die Gliedmassenverknöcherung vor jener des Chondrocraniums
2. die Gliedmassenelemente des Stylo- und Zeugopodiums verknöchern zuerst. Bei den Monotremen, Beutlern und bei den meisten *Eutheria* besteht ein deutlicher Differenzierungsgradient, indem die Vorderextremität gegenüber der Hintergliedmasse im Vorsprung ist. Dieses Entwicklungsgefälle ist bei Beutlern und Monotremen so stark, dass wi hier nur die Vorderextremität in einen Vergleich einbeziehen können
3. nach den langen Gliedmassenelementen verknöchern die Metacarpalia und -tarsalia und gleichzeitig oder etwas später (beim Menschen und bei *Macaca mulatta* früher) die Endphalangen. Monotremen und Beutler weisen hierin insofern eine Heterochronie auf, als bei ihnen die Endphalangen vor den langen Gliedmassenelementen ossifizieren;
4. die Carpalia und Tarsalia stellen bei Beutlern, Eutherien, Vögeln und Reptilien die am spätest ossifizierenden Gliedmassenelemente dar. Ihr Verknöcherungszustand bildet ein wichtiges gestaltliches Indiz für das Erreichen des Nestflüchterstadiums;
5. die Tarsalia der Säuger und der Reptilia ossifizieren vor den Carpalia was bei den Mammalia in einem eigenartigen Gegensatz zum anfänglichen Entwicklungsvorsprung der Vorderextremität steht.

Von besonderer methodischer Bedeutung ist die Zuordnung von Kopf und Extremitätenossifikation bei den Säugern. Die hier feststellbaren Regelhaftigkeiten ermöglichen ein abgekürztes Untersuchungsverfahren, indem zum Beispiel aus dem Extremitätenzustand auf die Kopfossifikation rückgeschlossen und so die Gesamtsituation approximativ bestimmt werden kann. Es gelten:

1. die Ersatzverknöcherung der langen Gliedmassenelemente fällt mit der Deckknochenbildung des Kopfes zusammen (ausgenommen bei den Monotremen);
2. der Ossifikation der Metacarpalia geht die Verknöcherung der Occipitalia parallel;

3. gleichzeitig mit der Verknöcherung der Tarsalia erfolgt die Ossifikation von Malleus und Incus. Die Ablösung des Malleus vom Meckelschen Knorpel findet in den untersuchten Fällen bei bereits realisierter Ossifikation im Calcaneus und eventuell Talus statt;
4. die Carpalia verknöchern, nachdem die Ohrkapsel ossifiziert ist.

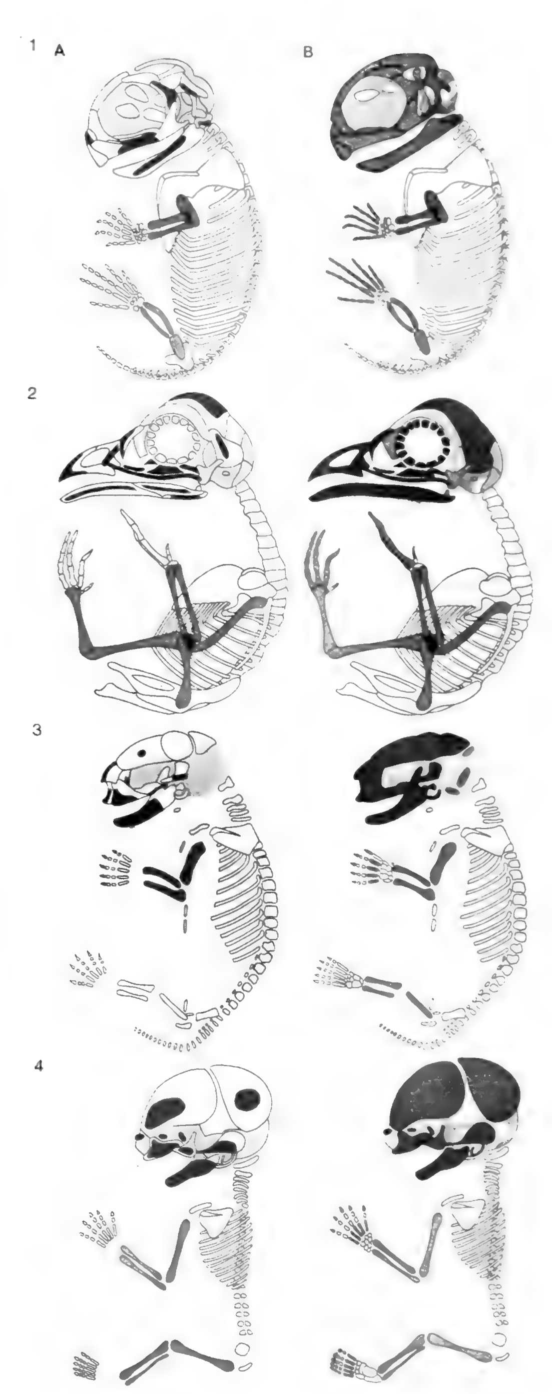


ABB. 1.

Gestaltliche Charakteristik der Ontogenesetypen.

A. Der extreme Nesthocker, wie er bei Vögeln (2 *Jynx torquilla*) und bei den Marsupialia (3 *Didelphis virginiana*) vorkommt, ist charakterisiert durch den Besitz der meisten Deckknochen-Anlagen und die Ossifikation der langen Elemente in den Vordergliedmassen. Er entspricht einem Embryonalstadium der Reptilien (1 *Sphenodon*). Die Lidverschluss-Stadien der *Eutheria* (= Stad. VF, 4, hier Homo von 56 Tg.) besitzen fast dieselbe Merkmalskombination wie der extreme Nesthocker der Vögel und Beutler.

B. Der *Eutheria*-Nesthocker (hier repräsentiert 3 durch ein entsprechendes postnatales Stadium von *Didelphis* 8 PN und 4 durch *Homo* von 70 ET) steht, vom Zustand des primären Kiefergelenks abgesehen, gestaltlich dem Vogelnestflüchter (2 *Gallus domestica*) und dem Reptilnestflüchter 1. Grades (1 *Sphenodon*) nahe. Die Metacarpalia und -tarsalia und mindestens die Endphalangen sind ossifiziert, der Kopf weist Ersatzverknöcherung im Ex-, Basi- und Supraoccipitale sowie im Ali- und Basisphenoid auf (ausführlich MÜLLER 1969).

FIG. 1

Wie arbeiten wir mit Hilfe dieser Regelhaftigkeiten und den Daten über die transitorischen Verschlüsse ?

— Sie erlauben uns innerhalb der Säuger (und Vögel) eine zuverlässige Charakteristik der Ontogenesetypen (Abb. 1). Wir unterscheiden auf diese Weise

TAB. 1b

Sukzession der Verknöcherungen bei Eutherien ; Zeitangaben nach verschiedenen Autoren (s. MÜLLER 1969) PN = postnatal, unbenannte Zahlen = pränatale Tage)

	Felis domestica	Cavia cobaya	Canis familiaris	Rattus	Mus musculus	Mesocricetus auratus	Sus scrofa	Homo sapiens		Felis domestica
									Dentale	28
									Maxillare	28
									Praemaxillare	28
Clavicula	28	26	34	16	15	12		39	Parietale	28
Scapula, Spina	28	29	35	17	15½	13	31		Frontale	28
Humerus	28	28	35	17	15½	12½	31	42	Pterygoid	28
Radius	28	28	35	17	15½	13	31	44	Palatinum	28
Ulna	28	28	35	17	15½	13	31	49	Jugale	28
Femur	28	28	35	17	15½	13	31	42	Squamosum	31
Tibia und Fibula	28	28	35	17	15½	13	31	44/55	Vomer	28
Ilium	31	31	40	17	15½	13	31	56	Nasale	31
									Lacrimale	28
Metacarpalia II-V	31	35	40	18/21	17/18	14/15	43/50	70/71	Tympanicum	31
Metatarsalia II-IV	32	36	40	19½	17½	15		60/75	Goniale	
Endphalangen 2-5	31/35	35/36	40	21	18/22	14	43/50	70/87	Interparietale	32
Metacarp. I	38	35	54					74		
Ischium	38	32	54	19½	17	15	41	105		
Hand: mittlere und Grundphalangen		41/42	54/58			15	47/55	75/95		
Pubis	53	40	60	19½	17	15	63	105/126		
Tarsalia: Beginn	53	49/50	60	2PN		2PN	53	90		
Carpalia: Beginn			23PN	7PN		7PN	92	ende 1.J.		

den extremen Nesthocker, wie er in zwei Ausprägungen bei den Monotremen, den Beutlern und bei primitiven Insectivoren (*Talpa*, *Cryptotis* u. a.) auftritt vom Nesthocker, der bei der Grosszahl von Nagern und Insectivoren geboren wird. Wir sehen dabei Unterschiede auch bei Formen, die habitusmässig ähnlich gestaltet sind; für ein Erfassen der Übergangsformen, wie sie bei den *Rodentia*, *Lagomorpha* und *Carnivora* auftreten, sind sichere Gestaltkriterien vor allem wichtig (Tab. 1a). Und schliesslich gestattet die

Rattus	Mus musculus	Mesocricetus auratus	Sus scrofa	Homo sapiens		Felis domestica	Cavia cobaya	Canis familiaris	Rattus	Mus musculus	Mesocricetus auratus	Sus scrofa	Homo sapiens
15½	15½	12		39									
17	15½	12		39									
17	15½	13		42									
17	15½	13	38	56									
17		13	38	56									
	15½	13											
17	15½	13		57									
18	15½	14											
17	15½	13	41	56									
17	15½	13		57									
	17	14		57									
18½	15½	15		57									
			46		Exoccipitalia	32	29	40	17	15½	13	41	56
					Basioccipitale	32	30	40	17	15½	13	41	65
					Alisphenoid	35		40	19	15½	13	45	
					Basisphenoid	32		45	18½	15½	13		83
					Supraoccipitale	35		40	19	17	14	47	56
					Orbitosphenoid	41		42	1½PN	18	15	46	83
					Praesphenoid	47		40	19	18	15	52	
					Petrosum		41/47		2PN		2PN	57	
					Malleus, Incus	49	35	54	35				
					Siebbeinplatte	53		62	6PN		6PN		

Methode eine differenzierte Stufung des übereinstimmend in Erscheinung tretenden Nestflüchters. Dieses subtile Unterscheiden der Geburtszustände ist wichtig zur Abklärung der Frage, ob ihre Evolution kontinuierlich oder sprunghaft geschehen sei.

— Beziehen wir ausser der Sukzession auch das absolute Zeitmoment in unsere Betrachtung ein, so lassen sich Tragzeitdehnungen von Tragzeitverlängerungen unterscheiden. Dehnungen treten dann auf, wenn der Geburtszustand trotz verlängerter intrauteriner Entwicklung nicht verbessert wird. Derartige Dehnungen sind in den meisten Fällen als phylogenetische Entwicklungsstillstände zu deuten. Ihre Feststellung lässt Aussagen darüber zu, welche Säugergruppen ihren Evolutionsgipfel wahrscheinlich erreicht haben (z. B. die *Marsupialia*, MÜLLER 1969) und wo die stammesgeschichtlichen Prozesse noch weitergehen dürften.

— Der evolutiven Zusammenhänge wegen ist die Gegenüberstellung mit den Vögeln notwendig. Wie ist die Evolution der Säuger-O-Typen im Vergleich mit jener der Vögel zu sehen? Während die *Aves* nahtlos und durch rezente Vertreter belegt an die Reptilien anschliessen (Abb. 2), fehlen für die Säuger-O-Typen die Übergangsformen. Doch lässt sich zeigen, dass unsere extremen Säuger-Nesthockerformen den Vogelnesthockern entsprechen (MÜLLER 1969). Den Vogel-Nestflüchtern haben wir Vorfahren-Formen der Säuger parallel zu stellen. Diese sind teils vielleicht ausgestorben, grossteils aber im Evolutionsprozess in den heutigen Formen aufgegangen.

— Wir haben bereits von der Feststellung von Heterochronien gesprochen: die das sekundäre Kiefergelenk der *Mammalia* (mit Ausnahme von *Cavia cobaya*) betreffende Retardierung und jene als Acceleration sich manifestierende frühe Ossifikation der Endphalangen bei Monotremen und Beutlern. Eine Häufung von Heterochronien ist bei den Monotremen festzustellen, deren Ontogenese dadurch sowohl von jener der *Reptilia* als von jener der *Eutheria* verschieden wird (Abb. 3). Die Abweichung ist so gross, dass wir kein einziges Stadium von *Ornithorhynchus* oder *Tachyglossus* mit einem Parallelstadium der andern Gruppen vergleichen können, während eine Parallelisierung von Beutler- und *Eutheria*stadien möglich ist (MÜLLER 1968c). Es ist so mit Hilfe der Ossifikationsprozesse die ontogenetische Ausprägung eines Phylogenesemodus feststellbar, der von den Paläontologen als Mosaik-Evolution bezeichnet wird. Eine derartige Entwicklung schliesst ein Abstammungsverhältnis zu unsern höhern Säugern aus.

— Meine laufende Arbeit verfolgt das Ziel, die innerhalb der Säuger geschehene und noch erfolgende Evolution sowohl in ihren Ergebnissen als auch in ihrem Werden zu studieren. Das Vorgehen sei hier kurz erläutert. Ich be-

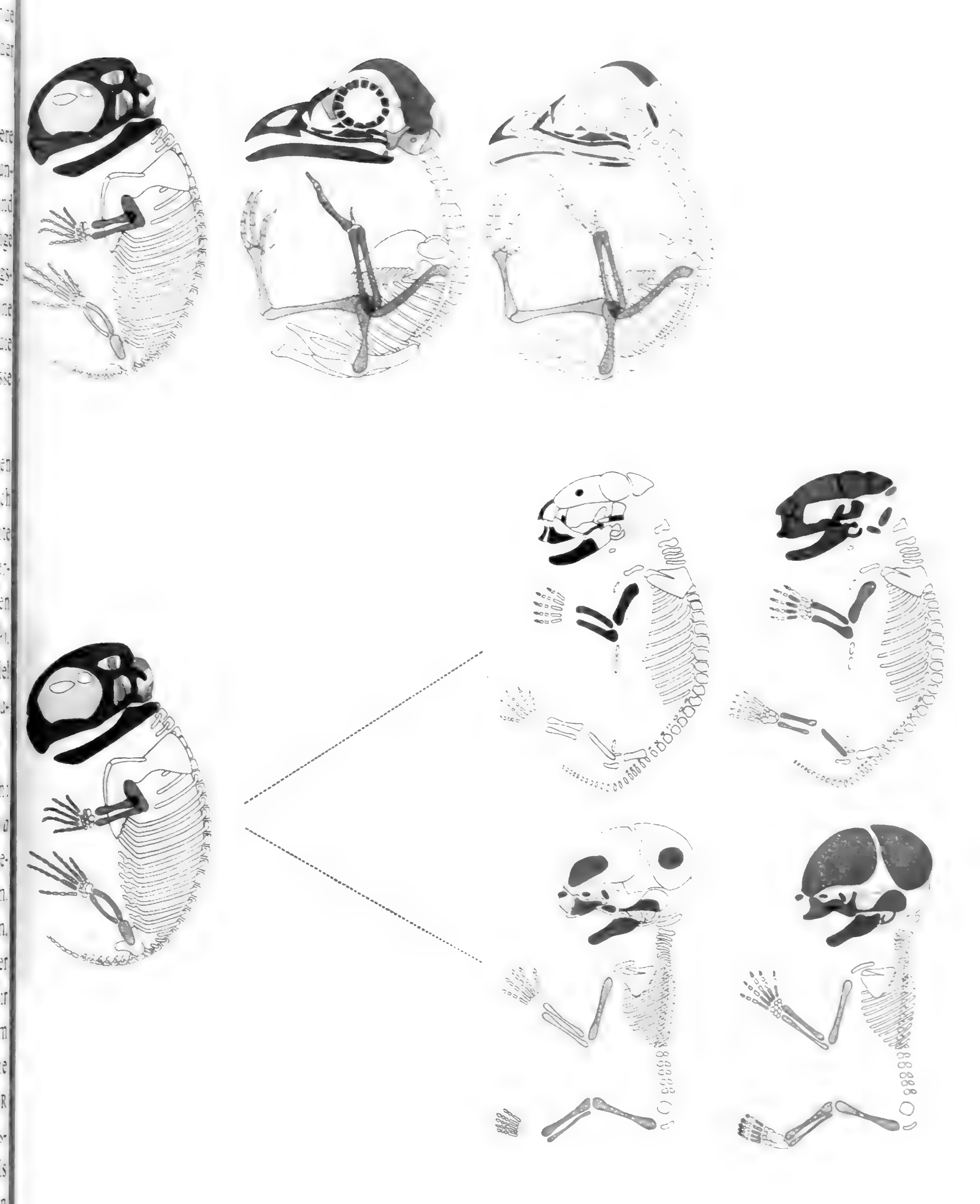
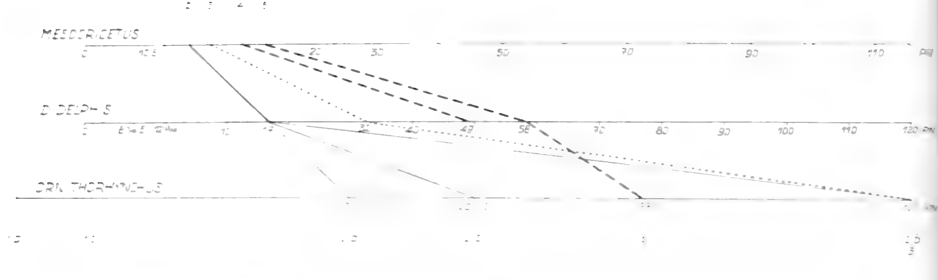


Abb. 2.

Weg der Reptil-Nestflüchter zu den Nesthockern:

A. Der Evolutionsweg zum Vogel-Nesthocker ist bekannt, indem der Vogel-Nesthocker aus dem Vogel-Nestflüchter evoluiert, der sich ohne Cäsur an den Reptil-Nestflüchter anfügen lässt;

B. Zwischen Reptil-Nestflüchter und primitivem Säugernesthocker klafft hingegen eine beträchtliche Lücke.



Cranium rein knorpelig

Verknöcherung des Basi-, Ex- und Supraoccipitale, des Ali- und Basisphenoid.

ABB. 3.

Die im Schema dargestellte Entwicklung von *Didelphis virginiana* (Beutler) und *Mesocricetus auratus* (Eutheria) lässt sich wegen übereinstimmender Folge der Differenzierungsprozesse vergleichen. Bei den Monotremen (*Ornithorhynchus*) hingegen ist durch eine Häufung von Heterochronien das ontogenetische Geschehen zum Teil beschleunigt, zum Teil retardiert.

1a Beginn der Embryonalentwicklung von *Ornithorhynchus*
1b Eiablage von *Ornithorhynchus*
1c Geburt von *Didelphis*, Schlüpfen von *Ornithorhynchus*
2 Geburt von *Mesocricetus auratus*
2a sekundäres Kiefergelenk vorhanden
2b Basi-, Ex- und Supraoccipitale, Basi- und Alisphenoid in Ossifikation
3 Malleusablösung
4 Öffnung des Meatus acusticus, 5 Augenöffnen.

trachte die durch die rezenten Formen gegebenen Ontogenesetypen (extremer Nesthocker, Nesthocker...) als Fixpunkte, die durch Ossifikationszustand (einschliesslich Zustand der Kiefergelenke) und Sinnesverschlüsse definiert sind. Diese gestaltlichen Fixpunkte werden innerhalb der zugänglichen Ontogenesen gesucht. Unsere Abb. 4a orientiert über einige Nager: während bei *Mesocricetus*, *Mus* und *Rattus* die zeitliche Lage der Fixpunkte eine sehr ähnliche ist, erfolgt bei *Sciurus*, *Acomys* und *Cavia* innerhalb einer längeren intrauterinen Entwicklungszeit eine Verschiebung. *Acomys* und *Cavia* verändern dabei ihren Geburtszustand, weisen also eine Tragzeitverlängerung auf (p. 638) und evoluieren zu Nestflüchtern. Das geschieht bei *Sciurus* trotz ebenso langer intrauteriner Entwicklungsdauer nicht; hier ist eine Tragzeitdehnung vorhanden, die dafür sprechen könnte, dass diese Form ihren Evolutionsgipfel erreicht hat. Die angeführten Indexzahlen (hoher Wert TI, niedriger NI n. MANGOLD-WIRZ 1967) zeigen, dass die Verlängerung der intrauterinen Phase auf höhere Cerebralisation ausgerichtet ist. Ausgedehntere Deutungen sind erst in grösserem Zusammenhang möglich. Wir wollen uns in einem zweiten Beispiel (Abb. 4b) die Fixpunkte einiger evoluierter Nestflüchter ansehen, nachdem wir in der Gruppe der Nager den Übergang vom Nesthocker zum primitiven Nestflüchter vor uns hatten.

FIG. 4a

FIG. 4b

ABB. 4.

a) Evolution der Nager zum primitiven Eutheria-Nestflüchter
b) Evolution höherer Nestflüchter

Die stark ausgezeichnete Strecke stellt die intrauterine Entwicklungszeit dar. Als Fixpunkte sind gegeben: schwarze Kreisfläche = Stadium des Lidverschlusses, Stadium VF (in 4b ist mit VF nur die Körperorganisation gemeint, der Lidverschluss ist bei diesen Formen retardiert); weiss punktierte Kreisfläche: Nesthocker-Stadium; Dreieck: Malleusablösung; leerer Kreis: Erreichen des Nestflüchterstadiums.

Während innerhalb der stark verlängerten Tragzeit das Erreichen des Lidverschlusses und die gleichzeitig realisierte Organisation des Stadiums VF (= Geburtssituation der Eutheria-Vorstufen, MÜLLER 1968a, 1969) wenig verschoben wird, nimmt die folgende Phase einen grossen Raum ein. Es sprechen ausser diesem noch andere Indizien für die Annahme, dass die im Cerebralisations-Index bezeichnete gruppen- und arttypische Cerebralisation vor allem nach VF realisiert wird. Damit ist auch schon darauf hingewiesen, dass für die Deutung der *Eutheria*-Verhältnisse die Einbeziehung der Cerebralisationswerte n. PORTMANN und WIRZ eine wesentliche methodische Ergänzung darstellt.

Zusammenfassung

Die fossil nicht belegte Stammesgeschichte der O-Typen muss mit Hilfe ontogenetischer Gestaltungsprozesse rekonstruiert werden. Diese haben zwei Anforderungen zu genügen:

1. sie müssen weit in den Reptilraum zurückreichen und
2. Rekapitulationen darstellen.

Beides ist der Fall beim Ossifikationsgeschehen, das in Kombination mit den Entwicklungsdaten über die transitorischen Verschlüsse als methodische Grundlage für ein Studium der Evolution der O-Typen verwendet wird.

Résumé

La phylogenèse des types ontogénétiques des Mammifères ne peut être reconstruite qu'à l'aide de processus ontogénétiques. Il faut en chercher les traces d'une part dans les ontogenèses des Reptiliens et d'autre part dans des récapitulations présentées par les Mammifères récents. Tel est le cas pour l'ossification qui, en combinaison avec les données sur les fermetures transitoires des organes des sens, sert de base méthodique à nos recherches.

Summary

A reconstruction of the phylogenetic development of the Mammalian ontogenetic types asks for a particular method. We have to look for traces of these processes on one side in the ontogenetic facts presented by the Reptiles, on the other side by recapitulation offered by recent Mammals. The process of ossification is particularly favorable as it represents a real recapitulation and can be combined with facts concerning the development of the sense organs.

LITERATUR

MANGOLD-WIRZ, K. 1966. *Cerebralisation und Ontogenesemodus bei Eutherien.* Acta anat. 63: 449-508.

MÜLLER, F. 1968a. *Die transitorischen Verschlüsse der Beutler.* Acta anat. i. Druck.

— b. *Zur Phylogenese des sekundären Kiefergelenks.* Rev. Suisse Zool. i. Druck.

— c. *Ontogenetische Indizien zur Stammesgeschichte der Monotremen.* Verhandl. Naturforsch. Ges. Basel. i. Druck.

— 1969. *Zur frühen Stammesgeschichte der Säuger-Ontogenese-Typen.* Acta anat. i. Druck.

Portmann, A. 1938. *Die Ontogenese der Säugetiere als Evolutionsproblem. I. Die Ausbildung der Keimblase. II. Zahl der Jungen, Tragzeit und Ausbildungsgrad der Jungen bei Geburt.* Bio-Morphosis 1:49-66, 109-26.
— 1951. *Ontogenesetypus und Cerebralisation in der Evolution der Vögel und Säuger.* Rev. suisse Zool. 54: 427-434.
— 1962. *Cerebralisation und Ontogenese.* Med. Grundl. forsch. Stuttgart.

N° 33. **H. Nüesch** und **Th. Teutsch.** — Die Entwicklung der Thoraxmuskeln von *Periplaneta* nach Durchtrennen einzelner Nerven. Vorläufige Mitteilung. (Mit 2 Textabbildungen)

Zoologisches Institut der Universität Basel.

Untersuchungen beim Schmetterling *Antheraea* ergaben, dass die Muskeln in ihrer Entwicklung vom Nervensystem abhängig sind (Nüesch 1957, 1968). Wird die Muskelanlage in der jungen Puppe vor Beginn der Imaginalentwicklung denerviert, so besitzt die Imago statt der grossen Thoraxmuskeln nur einige sehr dünne, quergestreifte Muskelfasern. Hier, bei den Holometabolen, geht die Entwicklung der Imaginalmuskeln von kleinen, undifferenzierten Myoblasten aus, die sich durch Zellteilung, Zellverschmelzung und amitotische Kernvermehrung zu segmentlangen Strängen mit über tausend Zellkernen umbilden, die dann die Funktionsstruktur der zu Myofibrillen gebündelten Myofilamente ausbilden.

Es schien uns der Prüfung wert, ob auch die Muskeln der Hemimetabolen in ihrem Wachstum vom Nervensystem abhängen. Da die Muskeln aus der Larve in die Imago übernommen werden, die Operation aber erst postembryonal ausgeführt werden kann, trifft die Denervation nicht Myoblasten, sondern schon differenzierte, kontraktionsfähige Muskeln.

Die Untersuchungen wurden an *Periplaneta americana* durchgeführt. Neben dem Vorteil erheblicher Grösse hat diese Art allerdings den Nachteil langsamer Entwicklung. Die Tiere benötigten vom Operationsstadium bis zur Imaginalhäutung ohne Operation 6 Monate, postoperativ dagegen im Mittel 12, in Einzelfällen bis 18 Monate. Da Bodenstein (1957) festgestellt hatte, dass die Nerven von *Periplaneta* sehr gut regenerieren, entsteht in der langen postoperativen Zeit die Möglichkeit der Reinnervation. Vor allem im 5., z.T. im 6. Larvenstadium wurde im Metathorax der 4., 5. oder 6. Nerv (vgl. Pipa und Cook 1959) auf der einen Körperseite durchgetrennt und in Gangliennähe ein grösseres Nervenstück entfernt. So konnte ein Zusammenwachsen der Nervenstümpfe verhindert werden. Je nach dem betroffenen Nerven wurden damit verschiedene Muskeln

denerviert. Nach Weiterzucht bis zur Imago wurden die Muskeln histologisch untersucht.

Die Grösse der verschiedenen Muskeln weicht in der halberwachsenen Larve verschieden stark vom Adultzustand ab; damit entstehen Unterschiede im Entwicklungsablauf. Der als Coxa-Senker wirkende Beinmuskel 178 z.B. (Numerierung nach CARBONELL 1947) ist schon im Operationsstadium stark entwickelt und vergrössert sich bis zur Imago nur noch wenig. Der Beinflugmuskel 177c (Beinsenker und Flügelpromotor) und der direkte Flugmuskel 169 dagegen wachsen hauptsächlich in den ältern Larvenstadien, wenn auch schon Flügelanlagen vorhanden sind; in der Larve 5 sind sie noch dünn.

Histologisch sind alle diese Muskeln sehr ähnlich gebaut. Die Unterschiede der verschiedenen Stadien betreffen die Faserzahl der Muskeln, die Dicke der einzelnen Faser (Querschnittsfläche) und die aus beiden errechnete Querschnittsfläche des ganzen Muskels. Alle Muskelfasern gehören zum sog. lamellären Typus, d.h. vom Faserrand ragen lamellenförmige Fibrillen gegen das Zentrum, in allen Fasern pro Randlängeneinheit etwa gleichviel. Namentlich in grössern Fasern sind auch im zentralen Teil Lamellengruppen vorhanden. Die Fasern vermehren sich durch Längsteilung.

Das Ergebnis der Denervation ist nun stark verschieden von den Verhältnissen, die beim Schmetterling gefunden wurden.

Die imaginale Faserzahl ist bei den operierten Tieren gleich gross wie bei den nicht operierten Kontrollen, und die operierte Seite unterscheidet sich auch nicht von der intakten Gegenseite des gleichen Tieres. Sogar die Variationsunterschiede der drei Muskeln 169, 177c und 178 sind in allen Fällen die gleichen (grösste Variation bei 169, kleinste bei 177c). Da sich die drei Muskeln im Operationsstadium in der Faserzahl stark unterscheiden, zeigt sich, dass die Aufteilung der dann vorhandenen Fasern bis zum Erreichen der Adultzahl unabhängig von der Innervation ablaufen kann.

Die Gesamtmasse des Muskels, berechnet als Produkt aus der Faserzahl und der planimetrisch an histologischen Präparaten ermittelten Querschnittsfläche der Einzelfasern (Ausmessen von 100 bis 300 Fasern von 6—12 Tieren), unterscheidet sich dagegen bei den genannten drei Muskeln, die besonders besprochen seien, sehr stark (vgl. Abb. 1). Nach Durchtrennen seines Nerven wächst der Flugmuskel 169 bis zur Imaginalhäutung nicht mehr weiter, sondern bleibt auf 8% des normalen Adultmuskels stehen. Beim Beinflugmuskel 177c und beim reinen Beinmuskel 178 besitzen die denervierten Imagomuskeln sogar einen kleinerern Gesamtquerschnitt als im Operationsstadium. Bei 178 sind es 79% des Larvenquerschnittes, bei 177c 65%.[1]

[1] Die bei NÜESCH (1968) angeführten Zahlen sind durch Vermehrung des Materials etwas modifiziert.

Diese Resultate zeigen zunächst, dass die Denervation auch bei *Periplaneta* das Muskelwachstum hemmt. Aus der Grösse des denervierten Muskels 157 ist zu schliessen, dass die Verbindung der Nerven 3 und 6 proximal vom Muskel, wie sie PIPA und COOK (1959) feststellten, kaum zu einer eigentlichen Doppelinnervation von 157 führen, sondern dass er wohl nur N6-Fasern erhält.

Die Entwicklung benötigt bei *Periplaneta* soviel Zeit, dass ausser der Beeinflussung des Wachstums auch die die funktionierenden Gewebe erhaltende (sog. trophische) Nervenwirkung eine Rolle spielt, die besonders von den Wirbeltieren bekannt ist. Der im Operationsstadium als Beinmuskel, erst adult auch als Flugmuskel wirkende Muskel 177c verhält sich dabei gleich wie der reine Beinmuskel 178 und reduziert seine Masse, trotzdem er ähnlich wie der Flugmuskel 169 erst einen kleinen Bruchteil der imaginalen Grösse erreicht hat, während der Beinmuskel in der Larve 5 immerhin schon 77% des Adultquerschnittmasses erreicht hat.

Am deutlichsten zeigt sich diese erhaltende Nervenwirkung bei Denervation erst im Adultstadium, wie es bei M 169 geprüft wurde (vgl. Abb. 2 unten). Der kurz nach der Imaginalhäutung denervierte Muskel wurde in einem halben Jahr auf etwa 33% der anfänglichen Gesamtmasse abgebaut. Es soll damit nicht gesagt sein, dass diese erhaltende Nervenwirkung etwas anderes sei als die wachstumsstimulierende. Der Mechanismus ist ja weder für das eine noch das andere bekannt.

Überraschend war nun bei *Periplaneta*, dass die Operation an einem bestimmten Nerven der einen Körperseite auch die nicht denervierten Muskeln der gleichen und der Gegenseite beeinflusst. Die Reaktion ist aber so differenziert, dass es sich nicht einfach um einen generellen Operationsschaden handeln kann.

Zunächst wird bei Denervation eines bestimmten Muskels auch der ihm entsprechende Muskel der andern Körperseite, dessen Nerv nicht durchschnitten wurde, in Mitleidenschaft gezogen. Wie Abbildung 1 zeigt, wächst der Flugmuskel 169 auf der intakten Seite auf das 1,6 fache, bleibt aber auf nur 13% der nicht operierten Kontrolle stehen. Auch die beiden Muskeln 178 und 177c verhalten sich, trotz sehr verschiedenem relativem Ausgangswert, ähnlich: M 177c wird im Mittel von 23 auf 18% reduziert, M 178 wächst von 77 auf 74% des Normalwertes.

Doch auch die andern Muskeln reagieren auf die Operation. Wird N6 durchschnitten, so bleibt der N5-innervierte Muskel 178 der gleichen Körperseite im Wachstum stehen (78% des Adultwertes gegen 77% im Operationsstadium), der gleiche Muskel der andern Körperseite vergrössert sich auf 111% des Adultwertes. Der N4-innervierte Muskel 177c wächst bei der gleichen Operation von 23 auf 31% auf der Operationsseite, auf 41% auf der Gegenseite. Auch die Durchtrennung des N5 trifft, wie die Abbildung 1 zeigt, die nicht von ihm inner-

vierten Muskeln in sehr verschiedener Weise. Hier zeigt der Flugmuskel 169 eine erheblich bessere Entwicklungsleistung als M 177c.

Der störende Einfluss dehnt sich sogar auf den Mesothorax aus, wo der dem Flugmuskel 169 homonome Muskel 128 auf der Operationsseite von 7% des

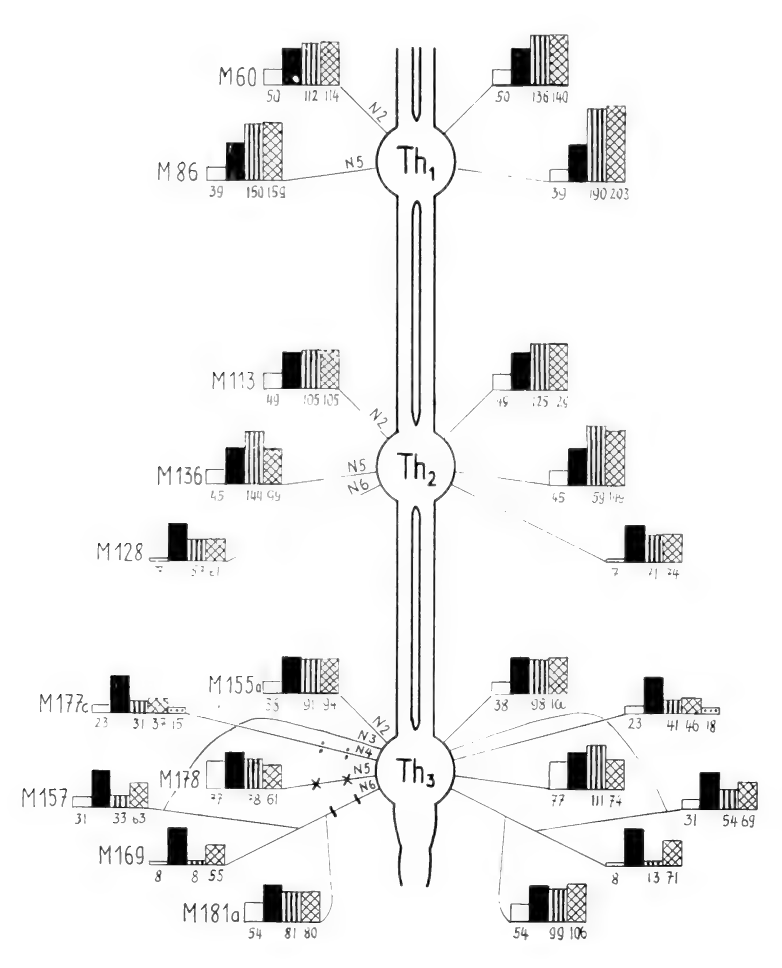


Abb. 1.

Grösse der Muskeln in Prozent des Imaginalwertes nach Operation an N4, N5 oder N6 auf der linken Metathoraxseite.

offenes Reckteck: Grösse im Larvenstadium 5,
schwarzes Rechteck: Adultwert (= 100%)
senkrecht gestrichen: Grösse nach Durchtrennen von N6 (/ /)
schräg gekreuzt: Grösse nach Durchtrennen von N5 (× ×)
punktiert: Grösse nach Durchtrennen von N4 (: :, nur M 177c)

Blöcke der homonomen Muskeln der 3 Segmente in gleicher Stellung zum Ganglion.
Th_1, Th_2, Th_3 Ganglion des Pro-, Meso-, Metathorax;
N2—N6 Nerven der Ganglien

Adultwertes auf nur 57% vergrössert wird statt auf 100%, auf der Gegenseite je nach Operation auf 71 (N6-Op.) resp. auf 74% (N5-Op.). Der dem Beinmuskel 178 homonome M 136 zeigt die Werte 144 resp. 99%, auf der Gegenseite 159 resp. 149%. Er ist hier also beträchtlich grösser als normal, eine Beziehung, die sich im Prothorax z.T. noch erheblich verstärkt. Hier wächst dieser Beinmuskel auf der Gegenseite bis auf 190 resp. 203% des Kontrollwertes heran, auf der Operationsseite auf 150% (N6-Op.) resp. 159% (N5-Op.).

Die direkte Wirkung der Denervation auf den Muskel dürfte gleich wie bei Schmetterlingen Ausfall der entwicklungsfördernden oder trophischen Nervenwirkung bedeuten. Die Operationswirkung ist aber nicht bei allen Muskeln gleich. Einige Muskeln (157, 169, 181a) vergrössern sich postoperativ z.T. noch leicht, unabhängig von der im Zeitpunkt der Operation erreichten Grösse. Bei andern (177c, 178) ist der Adultmuskel sogar absolut kleiner als der Larvalmuskel.

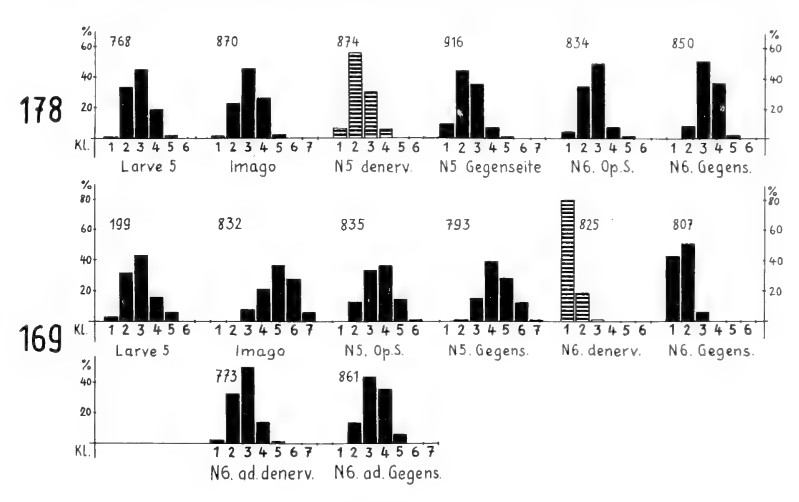


Abb. 2.

Querschnittsfläche der Fasern der Muskeln 178 und 169. Prozentualer Anteil der Grössenklassen 1—7. Über den Prozentsäulen ist die zugehörige Faserzahl angegeben. Die Werte der larval denervierten Muskeln als durchbrochene Säulen dargestellt.
ad. adult; Gegens. Muskel der nichtoperierten Körperseite.

Klasse 1:	0— 117 μ^2
2:	118— 274
3:	275— 481
4:	482— 758
5:	759—1146
6:	1147—1662
7:	1663—2350

Die verschiedene Reaktion der Muskeln zeigt sich besonders deutlich, wenn nicht nur die Gesamtwerte der Muskelmasse verglichen werden, sondern das Faserbild genauer analysiert wird. Das sei an den beiden Muskeln 178 und 169 gezeigt. Abbildung 2 zeigt die prozentuale Verteilung der Faserquerschnitt-

flächen auf 6 resp. 7 Grössenklassen für die verschiedenen Muskelzustände. Beim Muskel 178 zeigt der Vergleich von Larve 5 und Imago nur eine geringe Änderung zu etwas grössern Fasern; sehr grosse Fasern fehlen. Nach Denervation sind die untern Klassen viel stärker vertreten. Mit Berücksichtigung der nur geringen Faservermehrung (Zahl über Blockdiagramm) zeigt sich der Muskelabbau um fast eine Grössenklasse deutlich. Etwas geringer ist die Wirkung auf den Muskel der Gegenseite. Bei der Operation am N6 sind die Fasern im Mittel nur wenig dünner, auf der Gegenseite sogar etwas dicker als bei der Kontrolle.

Bei M 169 zeigen die wenigen Fasern des Operationsstadiums eine sehr ähnliche Verteilung wie beim larvalen M 178. Bis zur Imaginalhäutung vermehren sich die Fasern auf mehr als das vierfache, und ausserdem werden sie im Mittel um 2 Grössenklassen dicker. Wird der Muskel denerviert, so teilen sich die Fasern wohl (die Faserzahl steigt auf den Normalwert), doch findet kein Dickenwachstum statt. 80% der Fasern fallen in die kleinste Klasse, nur 1% in Klasse 3. Auf der Gegenseite ist die 2. Klasse mit 51% am stärksten besetzt, hier hat also nach der Teilung ein beschränktes Dickenwachstum eingesetzt. Auch bei Durchtrennen von N5 ist das Wachstum von M 169 gehemmt, allerdings nicht ganz unterbunden. Es kann nicht entschieden werden, ob es im gesamten langsamer verläuft, oder verspätet einsetzt, wenn die Operationsschädigung überwunden ist. Bei der Adultdenervation zeigt sich im Diagramm deutlich, dass die Fasern um durchschnittlich 2 bis 2½ Grössenklassen kleiner werden. Wie der Abbau geschieht, ist noch nicht untersucht.

Es ist naheliegend, auch die starke Wachstumshemmung der Gegenseite auf die gleiche Ursache zurückzuführen. Hiefür muss allerdings postuliert werden, dass die operative Schädigung im Ganglion auf die Gegenseite geleitet wird; sei es, dass eine entsprechende Nervenzelle der andern Körperseite geschädigt wird, sei es, dass eine Nervenzelle betroffen wird, die beide Körperseiten innerviert.

Das genaue Nervenmuster im Ganglion ist aber auch bei *Periplaneta* nicht bekannt. COHEN (1967) prüfte neulich das Verhalten der Ribonukleinsäure nach Durchschneiden aller Nerven auf einer Körperseite. Die Verteilung der RNS war auf der Operationsseite durch Verschiebung an die Kernoberfläche vorübergehend gestört, blieb auf der Gegenseite aber normal. Der RNS kann also die hier festgestellte Schädigung der Gegenseite nicht zugeschrieben werden. Andere biochemische Merkmale sind noch nicht untersucht.

Auch über die Art des Übergreifens der Schädigung aus dem Metathorax in den Mesothorax können noch keine Angaben gemacht werden. Als Bahn für die Überleitung bietet sich wieder das Nervensystem mit seinen Konnektiven an. Eine Übertragung auf dem Blutweg dürfte wegen des offenen Kreislaufes nicht zu den vorgefundenen Seitenunterschieden führen. Für die Unterschiede zwischen den einzelnen Muskeln sind wohl auch Besonderheiten der Muskeln selbst verantwortlich (sei es auch nur ihr besonderes Teilungs- und Wachstumsstadium

zur Zeit der Operation), nicht nur Verschiedenheiten der Nervenversorgung oder der Ganglienorganisation. Die starke Vergrösserung einzelner Muskeln, namentlich im Prothorax, dürfte mit durch die verlängerte Larvalzeit bedingt sein, die dem Wachstum bis zur Imaginalhäutung mehr Zeit lässt.

Zusammenfassung

Entfernen grösserer Abschnitte einzelner Nerven im Metathorax von *Periplaneta* Larven führt zu Wachstumshemmung der denervierten Muskeln. Die Faserzahl vermehrt sich bis zur Imaginalhäutung durch Teilung auf die normale Adultzahl. Die Fasern nehmen aber an Dicke nicht mehr zu, z.T. werden sie sogar teilweise abgebaut. Die Schädigung greift auch auf nicht denervierte Muskeln des gleichen Segmentes über, in wesentlich schwächerem Mass auf den Meso- und Prothorax. Die starke Vergrösserung mehrerer Muskeln, namentlich im Prothorax, dürfte mit der beträchtlichen Verlängerung der postoperativen Larvalzeit zusammenhängen.

Résumé

L'ectomie de considérables portions de nerfs dans le métathorax de larves de *Periplaneta* entraîne l'inhibition de la croissance des muscles dénervés. Les fibres se divisent et leur nombre correspond au nombre normal au moment de la mue imaginale, mais leur diamètre n'augmente plus et elles sont même en partie résorbées. L'atrophie atteint aussi les muscles non dénervés du même segment et, plus faiblement, ceux du mésothorax et du prothorax. Quelques muscles, notamment dans le prothorax, sont fortement hypertrophiés, ce qui pourrait être en rapport avec le prolongement considérable de la vie larvaire après l'opération.

Summary

Removal of rather large portions of nerves in the metathorax of larval *Periplaneta* causes growth inhibition of the denervated muscles. The fibres divide and their number corresponds to the normal number at the imaginal moult, but their diameter does not increase and the fibres are even partially resorbed. This atrophy also affects the non-denervated muscles of the same segment and to a lesser degree, those of the mesothorax and the prothorax. A few muscles, especially in the prothorax are greatly hypertrophied, and this might be related to the considerable prolongation of the larval existence following the operation.

LITERATUR

Bodenstein, D. 1957. *Studies on Nerve Regeneration in Periplaneta americana.* J. exp. Zool. 136: 89-115.

Carbonell, C. S. 1947. *The Thoracic Muscles of the Cockroach, Periplaneta americana (L.).* Smithsonian Inst. Misc. Coll. 102: Nr. 2, 1-23.

Cohen, M. J. 1967. *Correlations between Structure, Function, and RNA Metabolism in Central Neurons of Insects.* In: *Invertebrate Nervous Systems,* Wiersma, C. A. G. (ed.). Chicago Press, 65-78.

Nüesch, H. 1957. *Über die Bedeutung des Nervensystems für die Entwicklung anderer Organe.* Verh. Natf. Ges. Basel, 68: 198-216.

— 1968. *The Role of the Nervous System in Insect Morphogenesis and Regeneration.* Ann. Rev. Entomol., 13: 27-44.

Pipa, R. L. and E. F. Cook. 1959. *Studies on the Hexapod Nervous System. I. The Peripheral Distribution of the Thoracic Nerves of the Adult Cockroach, Periplaneta americana.* Ann. Entomol. Soc. America 52: 695-710.

N° 34. **K. Rich** und **R. Weber,** Bern. — Die Metamorphosereaktion bei Xenopuslarven nach kurzfristiger Thyroxinbehandlung. (Mit 6 Textabbildungen)

Problemstellung

Die Verwandlung der Kaulquappe zum Jungfrosch beruht auf einer Vielzahl von Teilprozessen, die in einer bestimmten zeitlichen Ordnung ablaufen. Etkin (1935) bezeichnete die Folge der Metamorphoseereignisse als „Metamorphosemuster“ und versuchte, deren Zustandekommen mit experimentellen Methoden zu ergründen. Dabei fand er, dass bei thyreostatischen Kaulquappen, die durch Thyroxinbehandlung zur Umwandlung veranlasst wurden, nur dann ein annähernd normales Metamorphosemuster auftrat, wenn die Versuchstiere einer allmählich zunehmenden Thyroxinkonzentration ausgesetzt wurden. Auf Grund dieser Befunde entwickelte Etkin (1935, 1955) die Hypothese, dass das Metamorphosemuster im wesentlichen durch einen quantitativen Faktor, nämlich die zunehmende Konzentration des zirkulierenden Schilddrüsenhormons, kontrolliert wird. In neuerer Zeit präzisierte Etkin (1964) seine Hypothese in dem Sinne, dass für den Ablauf der Metamorphose eine dauernde Einwirkung von Thyroxin und für den Vollzug jedes Teilprozesses ein charakteristischer Bedarf an Hormon

[1] Die Arbeit wurde mit teilweiser Unterstützung durch den Schweiz. Nationalfonds durchgeführt.

postuliert wird. Diese stöchiometrische Interpretation der Thyroxinwirkung geht von der Annahme aus, dass das Schilddrüsenhormon an den biochemischen Vorgängen, die dem morphogenetischen Geschehen zugrunde liegen, direkt beteiligt ist.

Andererseits konnte schon GEIGY (1941) durch Thyroxinbehandlung von Kaulquappen auf verschiedenen Stadien der larvalen Entwicklung den Nachweis erbringen, dass die Metamorphosereaktionen umso rascher auftraten und das Metamorphosemuster umso harmonischer ausfiel, je später die Thyroxinbehandlung eingesetzt hatte. Diese Befunde lassen eine unverkennbare Beziehung zwischen Entwicklungszustand und Metamorphoseerfolg erkennen. Die Annahme erscheint daher begründet, dass — entgegen der ETKIN'schen Theorie der ausschliesslich hormonalen Kontrolle des Metamorphosemusters — auch die larvalen Gewebe, d.h. das Reaktionssystem, beim Zustandekommen des Metamorphosemusters eine Rolle spielen dürften.

Im Rahmen unserer Untersuchungen über den Wirkungsmechanismus des Thyroxins bei der Anurenmetamorphose erschien es angezeigt, die Bedingungen für das Zustandekommen des Metamorphosemusters bei Xenopuslarven genauer abzuklären. Dabei richtete sich das Interesse auf den Metamorphoseerfolg bei kurzfristiger Thyroxinbehandlung und dessen Abhängigkeit vom Entwicklungszustand der Kaulquappen.

MATERIAL UND METHODEN

Als Versuchstiere dienten Kaulquappen des südafrikanischen Krallenfrosches (*Xenopus laevis* Daud.) der Institutszucht. Es wurden verschiedene Stadien der Prometamorphose verwendet.

Zur Auslösung der Metamorphose wurde entweder dl-Thyroxin „Roche" in der Konzentration von 1: 5 Millionen (20 $\gamma\%$) oder l-Thyroxin (Fluka) in einer solchen von 1: 10 Millionen (10 $\gamma\%$) verwendet. Die Thyroxinbehandlung dauerte 6—24 h. Anschliessend wurden die Kaulquappen in fliessendem Brunnenwasser während 10 min ausgewaschen und während der Dauer des Versuches einzeln in Gefässen mit je 70 ml gestandenem Brunnenwasser bei 22° C gehalten. Die Fütterung (Brennesselpulver) erfolgte täglich bis zum Durchbruch der Vorderbeine.

In mehreren Versuchen wurde die autochthone Schilddrüsenaktivität der Larven durch Verabreichung von Thioharnstoff (40 mg %) ausgeschaltet (GASCHE 1946), wobei diese Behandlung mindestens 6 Tage vor dem Thyroxinstoss einsetzte.

Nachdem Vorversuche gezeigt hatten, dass die Auswertung des Metamorphoseerfolges auf Grund von quantitativen Merkmalen infolge der grossen Streuung der Messwerte innerhalb der Versuchsgruppen unbefriedigend war,

beschränkten wir uns auf die Auswertung von qualitativen Merkmalen. Der Verlauf der Metamorphoseklimax wurde daher an Hand der von GASCHE (1944) vorgeschlagenen Umwandlungsmerkmalen registriert (Abb. 1). Diese Methode hatte gegenüber den zeitraubenden Messungen den Vorteil, dass die Zahl der Individuen je Versuchsgruppe grösser gehalten werden konnte.

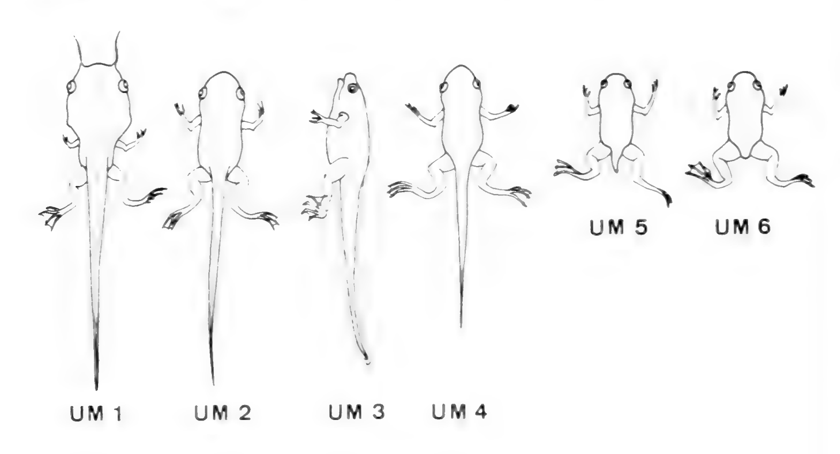


ABB. 1.

Umwandlungsmerkmale für die Metamorphose-Klimax von Xenopuslarven.

UM 1: Fühler deutlich in Resorption
UM 2: Körper „Geigenform"
UM 3: Flossensaum deutlich schmäler, Schwanz etwas kürzer
UM 4: Beginn der Flossensaumresorption
UM 5: Schwanzstummel 3—4 mm lang
UM 6: „Jungkrallenfrosch" mit noch unbedeutendem Schwanzhöcker.

ERGEBNISSE

a) *Der Metamorphoseerfolg bei kurzfristiger Thyroxinbehandlung ohne Hemmung der autochthonen Schilddrüsenaktivität:* In einer ersten Versuchreihe wurde der Metamorphoseerfolg bei Prometamorphoselarven, deren Hinterextremitäten das Palettenstadium erreicht hatten (Stadium 54/55 nach NIEUWKOOP und FABER 1956) in Abhängigkeit von der applizierten Thyroxindosis untersucht. Bei einer Thyroxinkonzentration von 1: 5 Millionen ergaben Behandlungszeiten von 6—24 h einen gegenüber den Kontrollen verfrühten Eintritt der Metamorphoseklimax, wobei nach 24 Tagen als maximale Reaktion die Einschmelzung des Schwanzes bis auf einen Stummel von 3—4 mm (Umwandlungsmerkmal 5) erreicht wurde. Abb. 2 zeigt den durch Kurzbehandlung erzielten Metamorphoseerfolg im ersten Versuch, in dem je Gruppe 25 Larven eingesetzt wurden. Ähnliche Ergebnisse wurden in einem zweiten Versuch mit 20 Larven je Gruppe erzielt. Auf Grund des Homogenitätstests (Vierfeldermethode) erwiesen sich die Ergebnisse in bezug auf die maximale Metamorphosereaktion als reproduzierbar.

In Abweichung vom normalen Metamorphosemuster erfolgte bei den thyroxinbehandelten Xenopuslarven die Fühleresorption vor dem Durchbruch der Vorderbeine. Die Sukzession der Umwandlungsmerkmale 2—5 stimmt mit der von GASCHE (1944) für die Normalmetamorphose beschriebenen Folge überein. Dieser Befund kann Abb. 3 entnommen werden. Ferner ist ersichtlich,

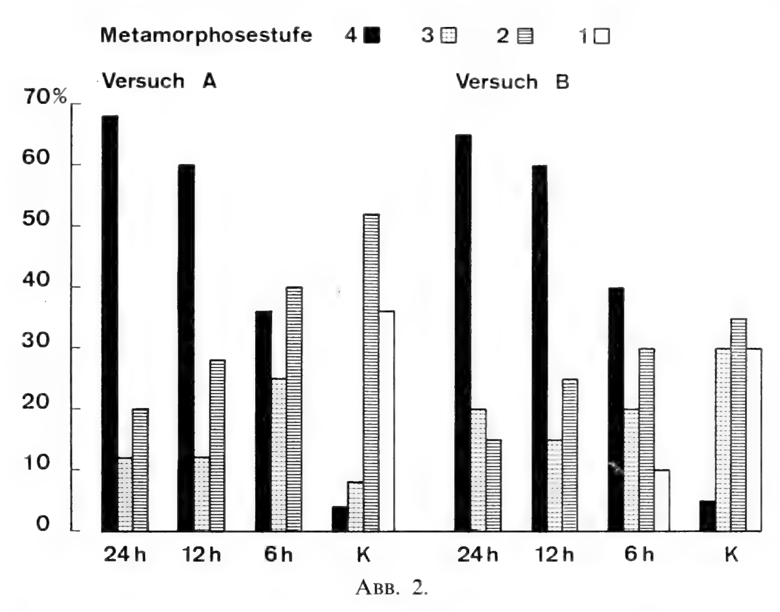


ABB. 2.

Der Metamorphoseerfolg nach kurzfristiger Thyroxinbehandlung bei Xenopuslarven des Stadiums 54/55 mit intakter Schilddrüse.

Prozentuale Verteilung der Metamorphosestadien bei Versuchsabbruch (24 Tage) nach 24, 12, 6 und 0 h (K) Behandlung in Thyroxin 1 : 5 Millionen. Metamorphosestufen: 1 = Fühlerresorption bei behandelten Larven bzw. keine Reaktion bei Kontrollen (K), 2 = Vorderbeindurchbruch, 3 = Flossensaum reduziert, beginnende Verkürzung des Schwanzes, 4 = Jungfrosch mit Schwanzstummel. Versuch A = 25 Tiere, Versuch B = 20 Tiere je Gruppe.

dass die durchschnittliche Geschwindigkeit der Klimaxereignisse zwar von der applizierten Hormondosis abhängt, jedoch nur geringfügig von derjenigen der Normalmetamorphose abweicht. Ferner ist zu beachten, dass bei der stärksten Thyroxindosis (24 h Behandlungsdauer) der Ablauf der Klimaxereignisse verzögert erscheint. Da nach ETKIN (1935) mit einer konstanten Thyroxindosis ein disharmonisches Metamorphosemuster und daher nicht lebensfähige Jungfrösche entstehen sollten, wurden alle Jungfrösche, die das Umwandlungsstadium 5 erreicht hatten, nach Abschluss des Versuches weitergezüchtet. In allen Fällen, in denen Futteraufnahme *(Tubifex)* und Kotabgabe beobachtet wurde, gelang es, Jungfrösche über vier Wochen am Leben zu erhalten. Diese Versuche zeigen, dass kurzfristige Behandlung mit Thyroxin bei Xenopuslarven, deren Hinterextremitäten das Palettenstadium erreicht haben, als Maximaleffekt eine weitgehend

normale Folge der Klimaxereignisse auszulösen vermag, wobei lebensfähige Jungfrösche erhalten werden können. Dieser Befund entspricht den Ergebnissen von Geigy (1941), die allerdings mittels Dauerbehandlung an Kaulquappen von *Rana temporaria* erzielt wurden.

Als wesentlicher Unterschied zu den Versuchen von Etkin (1935) ist jedoch

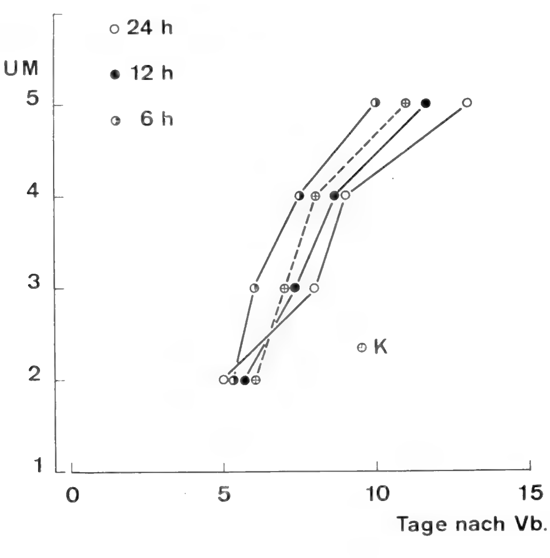


Abb. 3.

Durchschnittliche Geschwindigkeit der Klimaxereignisse nach kurzfristiger Thyroxinbehandlung.

Xenopuslarven des Stadiums 54/55 nach 24, 12, 6 h Behandlung mit Thyroxin 1 : 5 Millionen. Ordinate: Umwandlungsstadien. Abszisse: Tage nach Vorderbeindurchbruch (Vb). K = Verlauf der Spontanmetamorphose nach Gasche (1944).

zu beachten, dass jener thyreostatische Kaulquappen (Hypophysenektomie) auf frühen Stadien der Prometamorphose verwendete. In unsern ersten Versuchen wurde die autochthone Schilddrüsentätigkeit nicht ausgeschaltet, so dass man einwenden könnte, diese hätte den beobachteten Metamorphoseerfolg beeinflussen können [1].

b) *Der Metamorphoseerfolg bei kurzfristiger Thyroxinbehandlung und gleichzeitiger Hemmung der autochthonen Schilddrüsenaktivität:* Die Wiederholung der Versuche unter Ausschaltung der autochthonen Schilddrüse mittels Thioharnstoff ergab entgegen unseren Erwartungen nur einen geringen Metamorphoseerfolg.

[1] Dieser Einwand ist jedoch wenig wahrscheinlich, da durch elektronenmikroskopische Untersuchungen an Schilddrüsen von gleich behandelten Kaulquappen sichergestellt ist, dass die Zellen des Schilddrüsenepithels degenerieren, wobei insbesondere die Mitochondrien und das Ergastoplasma betroffen sind.

Bei einer Thyroxinkonzentration von 1: 5 Millionen erreichten bei einer Behandlungsdauer von weniger als 24 h weniger als 50% der Kaulquappen das Stadium des Vorderbeindurchbruchs; bei 24 h Behandlungsdauer trat der Vorderbeindurchbruch bei 60—80% der Kaulquappen auf, doch wurde in keinem Falle das Umwandlungsstadium 3 (Beginn der Flossensaumresorption) überschritten. Auch hier erfolgte die Resorption der Fühler vor dem Durchbruch der Vorderbeine.

Dieses Ergebnis veranlasste uns, die Versuchsanordnung abzuändern. Dabei wurde die Wirkung wiederholter Thyroxinstösse einerseits und der Einfluss des Entwicklungszustandes der Kaulquappen bei Beginn der Thyroxinbehandlung andererseits auf den Metamorphoseerfolg geprüft. Der ersten Methode war nur ein Teilerfolg beschieden, indem 2—3 Thyroxinstösse (1: 5 Millionen) von je 24 h Jungfrösche mit kleinen Schwanzstummeln (Umwandlungsstadium 5) in einer Ausbeute von 12—15% ergaben, doch nahm die Mortalität mit jeder Behandlung zu. Selbst eine Dauerbehandlung mit 1: 100 Millionen Thyroxin brachte nur in seltenen Fällen einen Fortschritt der steckengebliebenen Klimaxstadien (Abb. 4). Wir vermuten daher, dass Thyroxin in hoher Dosierung die Ansprechbarkeit der larvalen Gewebe irreversibel zu blockieren vermag. Diese Frage bedarf noch weiterer Abklärung.

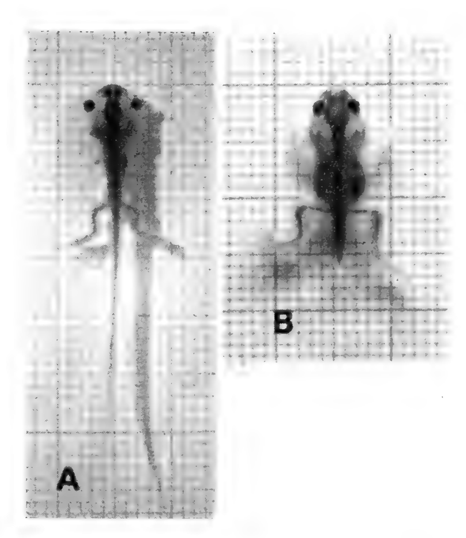


ABB. 4.

Die Metamorphosewirkung von kurzfristiger Thyroxinbehandlung bei Xenopuslarven. Ausgangsstadium 54/55. Thyroxinkonzentration 1: 5 Millionen.

A = Nach dreimaliger Schockbehandlung (2 × 24 h und 48 h) in der Metamorphose steckengebliebene Kaulquappe.

B = Jungfrosch mit Schwanzstummel, maximaler Metamorphoseerfolg bei 24 h Behandlungsdauer.

Die zweite Methode, bei der Xenopuslarven auf verschiedenen Stadien der Prometamorphose einer kurzfristigen Thyroxinbehandlung (1: 5 Millionen, 24 h) ausgesetzt wurden, ergab, abgesehen von der Bestätigung der oben erwähnten Befunde für Stadium 54/55, eine eindeutige Zunahme des Metamorphoseerfolges im Verlaufe der späten Prometamorphose. Wie aus Abb. 5 *a* hervorgeht, haben beim Abschluss des Versuches (24 Tage) mehr Kaulquappen vom Ausgangsstadium 58/59 fortgeschrittene Klimaxstufen erreicht als solche vom Stadium 56/57.

Ferner zeigt Abb. 5 *b*, dass steckengebliebene Klimaxstadien nach einem zweiten Thyroxinstoss (1: 5 Millionen, 24 h) die Umwandlung zum Jungfrosch in grosser Zahl und bei geringer Mortalität noch vollziehen.

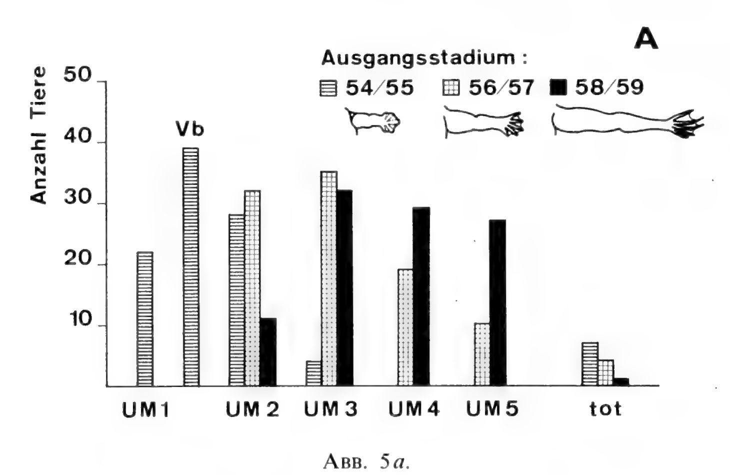


ABB. 5*a*.

Der Metamorphoseerfolg bei thyreostatischen Xenopuslarven nach kurzfristiger Thyroxinbehandlung auf verschiedenen Stadien der Prometamorphose.

A = Durch einmalige Thyroxinbehandlung (1: 5 Millionen, 24 h) bei Versuchsabbruch (28 Tage) erreichte Klimaxstadien nach Umwandlungsmerkmalen (UM) geordnet. Je Versuchsgruppe wurden 100 Kaulquappen angesetzt.

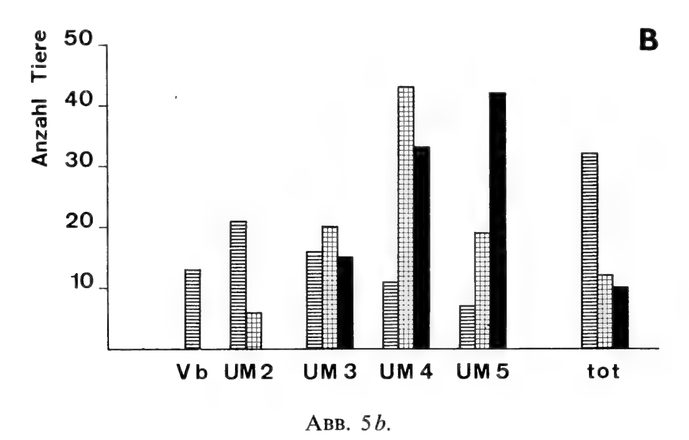


ABB. 5*b*.

B = Nach Wiederholung der Thyroxinbehandlung (1: 5 Millionen, 24 h) erreichte Klimaxstadien.

Diese Befunde, die in mehreren Versuchen reproduziert werden konnten, zeigen klar, dass auch bei Xenopuslarven selbst bei kurzfristiger Thyroxinbehandlung der Metamorphoseerfolg im Verlaufe der Prometamorphose umfassender

wird. Es ist naheliegend, anzunehmen, dass die Ansprechbarkeit des Reaktionssystems während dieser Entwicklungsphase zunimmt. Bemerkenswert erscheint uns die Tatsache, dass es auf diesen Stadien nur noch eines hormonalen Anstosses bedarf, um das im Vergleich zum Prometamorphosemuster bedeutend komplizierte Muster der Klimaxereignisse auszulösen.

In diesem Zusammenhang sei noch auf Befunde an Riesenlarven hingewiesen, die während 5 Monaten mit Thioharnstoff behandelt wurden und selbst 2 Monate nach Absetzen von dieser Behandlung nicht spontan metamorphosierten („partielle Neotenie"). Von solchen Larven, die in Anwesenheit von Thioharnstoff einer einmaligen Thyroxinbehandlung (1: 5 Millionen, 24 h) ausgesetzt wurden, erhielten wir entsprechend grosse Jungfrösche, von denen alle durchaus wohlproportioniert und lebensfähig waren (Abb. 6).

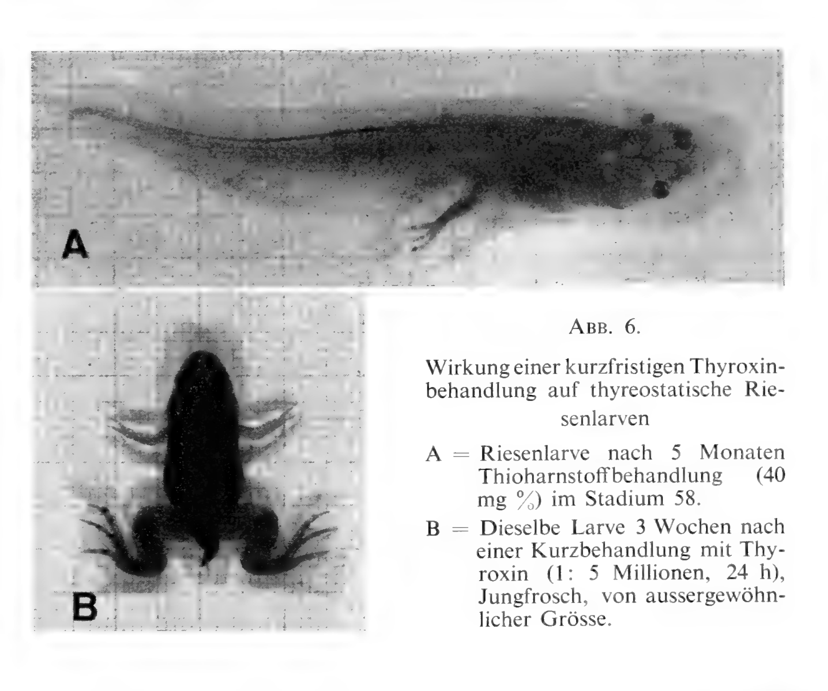


ABB. 6.

Wirkung einer kurzfristigen Thyroxinbehandlung auf thyreostatische Riesenlarven

A = Riesenlarve nach 5 Monaten Thioharnstoffbehandlung (40 mg %) im Stadium 58.

B = Dieselbe Larve 3 Wochen nach einer Kurzbehandlung mit Thyroxin (1: 5 Millionen, 24 h), Jungfrosch, von aussergewöhnlicher Grösse.

Zusammenfassend ergeben die Versuche an Xenopuslarven, deren Schilddrüse mit Hilfe von Thioharnstoff blockiert wurde, dass es im Prinzip möglich ist, durch einen Thyroxinstoss ein normales Muster der Klimaxereignisse zu erzielen, wenn auch mit geringerer Ausbeute als bei Kaulquappen ohne Thioharnstoffbehandlung. Diese Befunde machen wahrscheinlich, dass der Ablauf der Klimaxereignisse nicht an die dauernde Anwesenheit von Thyroxin bzw. eine Zunahme der Hormonkonzentration gebunden ist. Für den Metamorphoseerfolg ist der Entwicklungszustand entscheidend, wahrscheinlich bedingt durch die Zunahme der Ansprechbarkeit der larvalen Gewebe.

Diskussion

Im folgenden sei noch die Frage erörtert, wieweit die erhobenen Befunde mit der ETKIN'schen Theorie der rein hormonalen Steuerung des Metamorphosemusters vereinbar sind. Dabei ist zu berücksichtigen, dass auf Grund unserer Erfahrungen Kaulquappen nach kurzfristiger Thyroxinbehandlung stets eine erhebliche Streuung in bezug auf das erreichte Umwandlungsstadium zeigen, was auf individuelle Unterschiede in der Thyroxinempfindlichkeit bei Larven derselben Entwicklungsstufe schliessen lässt. Es erscheint daher sinnvoll, nur die maximalen Metamorphoseeffekte in die Betrachtung einzubeziehen.

Zur Frage, ob der Ablauf der Metamorphoseereignisse einer kontinuierlichen Einwirkung von Thyroxin bedarf, ergeben einzig unsere Versuche mit Xenopuslarven des Stadiums 54 55, deren Schilddrüse durch Thioharnstoff blockiert wurde, positive Anhaltspunkte. Der unter solchen Bedingungen erzielte geringe Metamorphoseerfolg entspricht den von ROMEIS (1923) und GEIGY (1941) erhobenen Befunden an jungen Kaulquappen von *Rana temporaria*, die kurzfristig mit Schilddrüsenpräparaten gefüttert bzw. einer konstanten Thyroxinbehandlung ausgesetzt wurden. Da andererseits bei Xenopuslarven, deren Schilddrüse nicht blokkiert wurde, ein weitgehend normaler Ablauf der Klimaxereignisse erzielt werden konnte, neigen wir zur Ansicht, dass Thioharnstoff möglicherweise auf indirektem Wege die Ausschüttung eines Thyroxinantagonisten (Prolactin) anregt.

Was nun die zeitliche Staffelung der Metamorphoseereignisse anbetrifft, so ist zu beachten, dass sich die ETKIN'sche Vorstellung auf den Verlauf von Prometamorphose und Klimax bezieht. Da nun aber die Klimaxphase durch ein besonders kompliziertes Muster von Umwandlungsprozessen (Resorptionsvorgänge !) gekennzeichnet ist, muss gerade für diesen Abschnitt der Metamorphose ein präziser Steuerungsmechanismus vorausgesetzt werden. Umso erstaunlicher ist es daher, dass das komplizierte morphogenetische Geschehen der Klimax durch einen relativ kurzfristigen Thyroxinschock ausgelöst werden kann. In diesem Zusammenhang sind Befunde von YAMAMOTO, KANSKI und FRIEDEN (1966) über Aufnahme und Elimination von I^{131}-markiertem Thyroxin durch Kaulquappen von *Rana grylio* von besonderem Interesse, zeigen sie doch, dass bei Dauerbehandlung mit Thyroxin über 80% des Hormons im Darm gespeichert werden, wovon allerdings die Hauptmenge im Verlaufe von wenigen Tagen durch Kotabgabe ausgeschieden wird. Bei 25° C wurde für I^{131}-Thyroxin je nach Injektion eine Halbwertszeit von 3 Tagen ermittelt. Falls diese Ergebnisse verallgemeinert werden dürfen, erscheint es fragwürdig, aus der applizierten Thyroxindosis auf den Hormonbedarf zur Auslösung der Metamorphoseereignisse zu schliessen. Im weitern ist in bezug auf die Versuche mit kurzfristiger Thyroxinbehandlung zu schliessen, dass die erzwungene Umwandlung zum Jungfrosch zustande kommt, obwohl die Thyroxinkon-

zentration im Kaulquappenkörper allmählich abfällt. Infolgedessen kann die zeitliche Ordnung im Ablauf der Klimaxereignisse nicht durch die ETKIN'sche Theorie der Metamorphosesteuerung erklärt werden. Auf Grund unserer Befunde ist anzunehmen, dass die Umwandlungsprozesse der Klimaxphase nur eines hormonalen Anstosses bedürfen.

Endlich ist noch hervorzuheben, dass, wir die bereits von GEIGY (1941) aufgezeigte Beziehung zwischen Entwicklungszustand der Kaulquappen und Metamorphoseerfolg bei Thyroxinbehandlung durch umfangreiche Versuche an Xenopuslarven bestätigen konnten. Damit ist der Nachweis erbracht, dass das Reaktionssystem zeitabhängig ist und offensichtlich gegen Ende der Prometamorphose empfindlicher auf Thyroxin anspricht. Es ist durchaus möglich, dass sich solche Veränderungen in den larvalen Geweben auf das Metamorphosemuster auswirken können.

ZUSAMMENFASSUNG

Es wurde der Metamorphoseerfolg bei kurzfristiger Applikation von Thyroxin (1:5—1:10 Millionen) an Xenopuslarven in verschiedenen Stadien der Prometamorphose untersucht and anhand von qualitativen Merkmalen ausgewertet.

Junge Prometamorphoselarven (Stadium 54/55) ergaben lebensfähige Jungfrösche, wobei die Ausbeute mit Verkürzung der Behandlungsdauer (24—6 h) abnahm. Nach Blockierung der Schilddrüse durch Thioharnstoff war der Metamorphoseerfolg bei Larven des Stadium 54/55 gegenüber unbehandelten geringer, nahm aber von Stadium 56/57 bis zum Abschluss der Prometamorphose (Stadium 58/59) sowohl in bezug auf die Zahl der metamorphosierenden Larven als auch das erreichte Umwandlungsstadium zu.

Damit ist gezeigt, dass die Ansprechbarkeit der larvalen Gewebe für Thyroxin im Verlaufe der Prometamorphose zunimmt und dass die zeitliche Ordnung der Klimaxereignisse nicht an eine zunehmende Thyroxinkonzentration gebunden ist.

RÉSUMÉ

L'effet de la Thyroxine en concentration de 1:5 à 1:10 millions, appliquée par immersion, a été évalué à l'aide de critères quantitatifs.

Les jeunes larves à la prométamorphose (stade 54/55) se transforment en jeunes grenouilles viables, et la réponse dépend de la durée d'application. Le blocage de la thyroïde par la thiourée inhibe la métamorphose dans une certaine mesure chez les larves du stade 54/55, mais cet effet diminue du stade 56/57 à la fin de la prométamorphose. Le déroulement des phases de la métamorphose résulte donc d'une augmentation de la réactivité des tissus larvaires et non pas d'une plus grande concentration de la thyroxine.

Summary

The induction of metamorphosis has been studied on prometamorphic larvae. Thyroxine (1:5-1:10 million) was applied by immersion, and the metamorphic reactions were assessed by means of qualitative criteria.

From young tadpoles (stage 54 55) viable frogs were obtained, the metamorphic response decreasing from 24-6 hours of exposure to thyroxine. In tadpoles with thiourea-inhibited thyroids the metamorphic response was greatly reduced at stage 54 55 as compared to normal larvae, but increased progressively from stage 56 57 until the end of prometamorphosis (stage 58 59) with regard to both the number of responding larvae and the degree of metamorphosis.

These findings demonstrate that in Xenopus larvae there occurs an increase in sensitivity or reactivity to thyroxine during later stages of metamorphosis. They also imply that the progress of climatic events does not require an increasing concentration of thyroxine.

LITERATUR

Etkin, W. 1935. *The mechanism of anuran metamorphosis I. Thyroxine concentration and the metamorphic pattern.* J. Exptl. Zool. *71*, pp. 317-340.

— 1955. *Metamorphosis. In "Analysis of Development"* (B. H. Willier, P. A. Weiss, and V. Hamburger, eds.), pp. 631-663. Saunders, Philadelphia, Pennsylvania.

— 1964. *Metamorphosis. In "Physiology of the Amphibia"* (J. A. Moore, ed.), pp. 427-468. Academic Press, New York.

Gasche, P. 1944. *Beginn und Verlauf der Metamorphose bei Xenopus laevis* Daud. Helv. Physiol. Acta *2*, pp. 607-626.

— 1946. *Zur Frage des Angriffspunktes des Thiouracils.* Experientia *2*, pp. 24-26.

Geigy, R. 1941. *Thyroxineinwirkung auf verschieden weit entwickelte Froschlarven.* Verh. Schweiz. Naturforsch. Ges. 121. Jahresvers. Basel, pp. 161-164.

Nieuwkoop, P. D. and J. Faber. 1956. *Normal Table of Xenopus laevis.* North Holland Publishing Company, Amsterdam.

Romeis, B. 1923. *Histologische Untersuchungen zur Analyse der Wirkung der Schilddrüsenfütterung auf Froschlarven.* Roux' Arch. Entwicklungsmech. Organ. *98*, pp. 579-615.

Yamamoto, K., D. Kanski and E. Frieden. 1966. *The uptake and excretion of thyroxine, triiodothyronine and iodide in bullfrog tadpoles after immersion or injection.* Gen. Comp. Endocrinol. *6*, pp. 312-324.

No 35. **Roger Alfred Stamm.** — Zur Abwehr von Raubfeinden durch *Lobiger serradifalci* (Calcara), 1840, und *Oxynoe olivacea* Rafinesque, 1819 *(Gasteropoda, Opisthobranchia)*. (Mit 3 Textabbildungen)

Zoologisches Institut der Universität Basel

Lobiger serradifalci (Abb. 1) und *Oxynoe olivacea* (Abb. 2) sind Vertreter der *Oxynoaeidae (Opisthobranchia, Sacoglossa)*, die in den dichten Beständen der Alge *Caulerpa prolifera (Chlorophyceae)* leben.

Abb. 1

Lobiger serradifalci (Calcara), 1840.
Länge des Tieres: 15 mm.

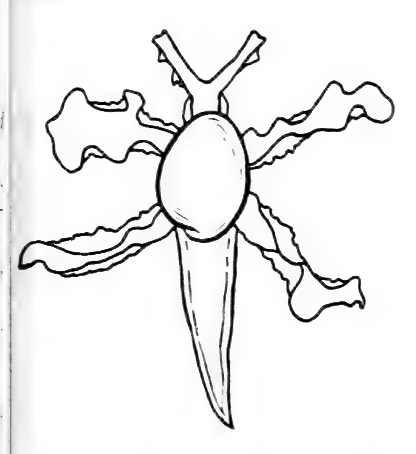


Abb. 2

Oxynoe olivacea Rafinesque, 1819.
Länge des Tieres: 40 mm.

Ich konnte die beiden Arten in Villefranche-Sur-Mer im Herbst 1960 beobachten [1]. Inzwischen wurden durch Gewässerverschmutzung die in der Bucht von Villefranche gelegenen Standorte (Darse, Marinière) von *Caulerpa prolifera* und ihre Begleitfauna zerstört. Da ich meine Beobachtungen vorläufig nicht ergänzen kann, gebe ich wenigstens das schon gesammelte Material bekannt.

Zuerst seien die Befunde an *Lobiger serradifalci* geschildert.

Das etwa 1,5 cm lange Tier ist hellgrün gefärbt. Im Aquarium ist es am Tage negativ phototaktisch und verkriecht sich unter die Thalli von *Caulerpa*. Solange es sich nicht bewegt, wirkt es auf der etwas dunkleren Alge durchaus kryptisch.

[1] Ich möchte Herrn Prof. P. Bougis für seine Gastfreundschaft an der Station Zoologique danken und den Kollegen Dr. G. Czihak und Dr. J. Gonor für ihre Anregungen und ihre Mithilfe beim Beobachten.

Am äusseren Bau fallen zwei Paar flügelförmige Lobi oder Parapodien au (vgl. HOFFMANN: 255). Die Oberfläche des Körpers und der Lobi ist mit kleinen Warzen dicht besetzt.

Die Schnecke verhält sich auffallend, wenn sie berührt oder festgehalten wird (1) Sie scheidet auf der ganzen Haut, und offenbar besonders stark auf den Warzen ein weisses, schleimiges Sekret ab. (2) Sie bewegt die Parapodien aktiv, breitet sie entweder blitzschnell aus oder schlägt sie nach vorn oder nach hinten über die Schale. In die Schale kann sie sich nicht zurückziehen, aber sie kann (3) die Parapodien und den Schwanz längs vorgebildeter Bruchlinien autotomieren.

Der rasche Wechsel von der kryptischen Erscheinung in Ruhe zur semantischen nach einer Belästigung erweckt den Verdacht, die geschilderten Reaktionen könnten der Abwehr von Raubfeinden dienen. Das Beispiel erinnert an die Verhältnisse bei gewissen ungeniessbaren Schmetterlingen (z.B. *Saturnoidea* und *Sphingidae*), die ebenfalls kryptisch gefärbt sind und nur bei Gefahr eine auffallende Warntracht zeigen (BLEST).

Die Prüfung der Hypothese verlangt die Beantwortung von zwei Fragen. Erstens: Ist die Schnecke ungeniessbar? Wird sie gemieden? Zweitens: Dienen die Bewegungen der Lobi als Warntracht?

Zur Beantwortung der ersten Frage habe ich einige Versuche mit möglichen Raubfeinden angestellt.

a. Liegt ein gereizter, Sekret absondernder *Lobiger* in der Marschroute eines Seesternes *(Asterina gibbosa, Martasterias glacialis, Astropecten aurantiacus)*, dann stoppt er etwa 1 cm vor dem *Lobiger* und weicht ihm aus. Einem nicht sezernierenden *Lobiger* wird erst nach Berührung ausgewichen. Die Abwendung der Seesterne war aber immer eindeutig.

b. Eine der Schnecken wird in ein Aquarium vor einen aufmerksamen Drachenkopf *(Scorpaena spec.)* geworfen. Der Fisch schnappt augenblicklich nach der starr hinabsinkenden Schnecke, spuckt sie aber sofort wieder aus. Nachher atmet er noch einige Zeit schneller und stärker als normal. Ich werfe den *Lobiger* gleich noch einmal hinein. Der Fisch wirft nur noch einen kurzen Blick auf sie. Beim dritten Mal wendet er sich heftig weg, sobald er die Schnecke sieht.

Ein Sekret ausscheidender *Lobiger* wird so in ein Aquarium geworfen, dass er neben die Körperseite eines Drachenkopfes zu liegen kommt. Der Drachenkopf hat die Schnecke nicht gesehen. Die Berührung stört und erregt ihn aber offensichtlich. Dagegen löst ein nicht sezernierender *Lobiger* selbst unmittelbar neben dem Maul eines jungen Drachenkopfes keine Reaktion aus.

Die Beobachtungen zeigen, dass der Opisthobranchier *Lobiger serradifalci* für die untersuchten möglichen Raubtiere offensichtlich ungeniessbar ist und von ihnen gemieden wird. Die Abweisung ist besonders stark, wenn die Schnecke auf ihrer Körperoberfläche das weisse Sekret absondert. Das Sekret ist so wirksam,

dass die Schnecke unbeschädigt wieder aus dem Maul des Raubfisches gelangen konnte.

Es liegt nahe, dass jeder Mechanismus, der einem sich optisch orientierenden Feind die Schnecke semantisch erscheinen lässt, die Schutzwirkung verbessern muss. Die hiermit gestellte zweite Frage — nach der Bedeutung der Parapodien — kann zwar noch nicht direkt bejaht werden. Doch lassen eine Reihe von Indizien eine positive Antwort erwarten. Dazu gehört die Reaktion der untersuchten Fische, die bereits nach einem Kontakt die Schnecke zu meiden gelernt haben.

Hier mögen auch noch einige Einzelheiten über das Verhalten von *Lobiger* nach künstlicher taktiler Reizung geschildert sein.

Die Parapodien werden offenbar nicht zum Schwimmen benützt. Spontan kriechende Individuen halten sie ruhig. Fallende Tiere können sie bewegen, erhalten aber dadurch keinen Auftrieb. Ein gepackter oder mehrmals angestossener *Lobiger* verharrt in « Schreckstarre » mit abgespreizten, unbewegten Lobi. Wird das Tier mit einer Präpariernadel oder einer feinen Insektennadel berührt, zeigt es je nach Reizort unterschiedliche Antworten.

Berührung an

Rhinophoren von innen: gleich oft passives Mitgehen, Ausweichen nach aussen, Einziehen oder Vorstrecken.

Rhinophoren von aussen: meist Einziehen, einige Male Vorstrecken.

Kopf: Einziehen des Kopfes und nach vorn Schlagen der Parapodien.

Fussrand links vorn: starkes Vorstrecken der Lobi der linken Seite, die der rechten Seite bewegen sich nur wenig nach vorn.

Schale: Der Kopf wird eingezogen, die Lobi median hoch zusammengelegt oder zusammengeschlagen. Das Tier rollt sich ventrad ein.

Körperseite hinter Schale: Die Lobi — besonders das hintere Paar — schlagen zurück und decken den Schwanz.

Schwanzwurzel: Die Lobi werden blitzschnell ausgebreitet (semantische Wirkung!) oder zurückgeschlagen und dann ausgebreitet. Bei wiederholter Reizung wird oft auf den hinteren Lobi reichlich Sekret abgesondert.

Schwanzspitze von oben: sie krümmt sich nach oben, die hinteren Lobi schlagen zurück und decken den Schwanz, an der Berührungsstelle tritt Sekret aus.

Wird das Tier kräftig nach der Seite gestossen, dann werden die Lobi ausgebreitet. Dies kann eine Gleichgewichtsreaktion sein, wirkt aber semantisch.
Wird ein Parapodium auf den Untergrund gepresst, dann schlagen sofort alle anderen gegen das festgeheftete. Die Parapodien der anderen Körperseite werden

über den Rücken geführt; am Rand der Lobi erscheint Sekret. Das festgehaltene Parapodium kann sehr leicht abgeworfen werden.

Wird der Schwanz auf die Unterlage gepresst, dann verdeutlicht sich die Autotomielinie. Der Schwanz wird offenbar nicht spontan abgeworfen, kann aber nur durch einen leichten Zug weggerissen werden. Viele der im Freien gefundenen *Lobiger* besitzen einen regenerierenden Schwanz (Abb. 3). Die Fähigkeit zur Autotomie wird demnach wirklich gebraucht.

Abb. 3

Lobiger serradifalci. Man beachte das schmalere Schwanzspitzenregenerat.

Unsere Schlussfolgerungen über die Bedeutung der erwähnten Verhaltensweisen werden durch Beobachtungen an der verwandten Art *Oxynoe olivacea* (Abb. 2) gestützt.

Der wesentliche Unterschied in der Erscheinung der beiden Arten liegt darin, dass *Oxynoe* keine « Flügel » besitzt. Ihre beiden Parapodien sind zwei hinten verschmolzene Hautfalten, die seitlich auf der Schale liegen. Weder decken sie die Schale ganz, noch werden sie im Leben ausgebreitet.

Die Reaktionen auf Reize (Sekretabsonderung, Autotomie des Schwanzes) und die Ungeniessbarkeit für die untersuchten möglichen Raubfeinde sind ähnlich wie bei *Lobiger*. Verblüffend ist die Methode, mit der sich *Oxynoe* nach Belästigung auffällig macht. Da die gering entwickelten Parapodien hierzu nicht beitragen können, übernimmt der Schwanz die Rolle, die die « Flügel » von *Lobiger* spielen. Stört man nämlich *Oxynoe olivacea*, dann beginnt sie heftig mit

dem Schwanz hin und her zu schlagen. Die Bewegung macht die sonst ebenfalls kryptische Schnecke sofort ausserordentlich auffällig.

Eigenartig scheint mir, dass diese Bewegung noch stundenlang anhalten kann, nachdem man das Tier in 5% $MgCl_2$-Lösung geworfen hat, in der *Lobiger* und die meisten anderen Opisthobranchier schon nach einigen Minuten bewegungslos werden. Es wurde nicht untersucht, worauf dieser Unterschied beruht.

Die hier geschilderten Beobachtungen bedürfen einer gründlichen Ergänzung. Sowohl die Einzelheiten des Abwehrverhaltens (Sekretabsonderung nur am Reizort oder auf der ganzen Oberfläche unter welchen Bedingungen? Wann Autotomie von Parapodien, bezw. Schwanz? Mechanismus der Autotomie? Bewegungen der Parapodien?) wie der Reaktionen von Raubfeinden sind genauer zu beobachten. Vor allem wäre abzuklären, welche Feinde den beiden Schnecken wirklich nachstellen könnten (Fische, Seesterne, Krabben usw.) und wie gross der Schutz durch die Abwehrmechanismen ist. Es ist aber nicht mehr zu bezweifeln, und gerade das Schwanzschlagen von *Oxynoe* bekräftigt uns in dieser Auffassung, dass hier wirkliches Abwehrverhalten gegen Raubfeinde vorliegt.

ZITIERTE LITERATUR

Blest, A. D. (1957): *The function of eyespot patterns in the Lepidoptera.* Behaviour *11*: 209—256.

Hoffmann, H. (1939): *Opisthobranchia.* in *Bronns* « *Tierreich* ». Leipzig.

N° 36. **F. Steck.** — Betrachtungen über die Biologie der Tollwut.[1] (Mit 2 Abbildungen)

Veterinär-bakteriologisches Institut der Universität Bern.

Hauptvortrag gehalten an der Jahresversammlung der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft in Neuchâtel am 27. April 1968.

Ich möchte versuchen, Ihnen in kurzen Zügen die Eigenschaften des Tollwutvirus, die Methoden des Nachweises und die Besonderheiten der Wechselwirkungen zwischen dem Virus und dem von der Krankheit befallenen Wirts-

[1] Die in diesem Vortrag rapportierten Befunde der Schweiz. Tollwutuntersuchungszentrale wurden weitgehend durch die Mitarbeiter P. Addy, E. Schipper und Dr. F. Finsinger erhoben, mit der ausgezeichneten technischen Assistenz von Frl. Noyer, Frl. Schmer, Frau Ineichen und Herrn Burkhalter.

tier zu skizzieren, wenigstens soweit, wie dies für das Verständnis der Entstehung der Krankheit und der Entstehung von Seuchenzügen wesentlich ist.

Dieses elektronenmikroskopische Bild zeigt die Struktur eines Rhabdovirus, einer Virusgruppe zu der auch das Tollwutvirus zu rechnen ist. Es handelt sich um zigarrenförmige Gebilde mit Dimensionen in der Grössenordnung von 60×225 m. Die äusseren Virushüllen, die sogenannte Envelope ist aufgebaut aus Eiweiss und Lipiden, sie umschliesst in ihrem Innern als wesentliche Komponente Ribonukleinsäure, den Träger der genetischen Information des Virus.

Wie alle Viren im engeren Sinne besitzt das Tollwutvirus keinen eigenen Fermentapparat für die Energiegewinnung und Makromolekülsynthese, seine Vermehrung vollzieht sich deshalb ausschliesslich in lebenden Zellen und damit zwangsläufig in einem lebenden Organismus. In totem Substrat vermehrt sich das Tollwutvirus nicht, es geht in einem toten Tier allmählich zugrunde.

Das Überleben des Tollwutvirus in einem Tierkadaver und in der Aussenwelt hängt vor allem von der Umgebungstemperatur und vom Substrat ab, in dem sich das Virus befindet. In infiziertem Hirnmaterial hält sich das Tollwutvirus bei $+4^\circ$ C über Monate, bei 23° C über Wochen und bei 35° C wenige Tage. Bei höheren Temperaturen geht das Virus in Stunden bis Minuten zugrunde. In verfaulenden Kadavern hält sich das Virus über einige Tage. Gegen Sonnenlicht und UV-Bestrahlung ist das Virus aber sehr empfindlich.

Das Tollwutvirus kann, soweit geprüft, die meisten Warmblütler, also Säugetiere und Vögel infizieren. Die verschiedenen Spezies sind aber sehr unterschiedlich empfänglich. Nach Sikes sind nordamerikanische Füchse etwa 100 mal empfänglicher als Skunks, diese wiederum doppelt so empfänglich wie der Waschbär; das Opossum ist auch gegen eine 80 mal höhere Dosis, als es braucht um den Waschbären zu infizieren, weitgehend resistent.

Die hohe Empfindlichkeit des Fuchses ist sicher ein wesentlicher Grund dafür, dass dieses Tier sowohl in Europa wie in den USA als Hauptträger bestimmter Seuchenzüge auftritt.

Abgesehen von ihrer relativen Empfänglichkeit sind aber verschiedene Tierarten häufiger oder seltener der Virusinfektion exponiert und spielen deshalb eine unterschiedlich wichtige Rolle im Seuchengeschehen.

Innerhalb eines infizierten Tieres sind nicht alle Organe und Gewebe gleichmässig für das Virus empfänglich. Das Tollwutvirus vermehrt sich vorwiegend in den Zellen des Nervensystems und der Speicheldrüsen. Bei verschiedenen Fledermausarten zudem im interskapulärgelegenen braunen Fettgewebe. Daneben tritt die Virusvermehrung in Niere, Pankreas, Nebenniere, Lunge und Muskulatur für die Pathogenese und wahrscheinlich auch für die Epidemiologie der Tollwut an Bedeutung stark zurück.

Die Virusvermehrung im Nervensystem ist verantwortlich für die zentralnervösen Störungen, welche die Erkrankung mit dem Tollwutvirus charakteri-

sieren und ihr auch all die Namen, wie Tollwut, Lyssa, Hydrophobie oder Rabies eingetragen haben.

Die Virusvermehrung in den Speicheldrüsen ist verantwortlich für die besondere Art, mit der die *Übertragung* von Tier zu Tier und von Tier zu Mensch erfolgt. Übertragungsweisen, wie sie von anderen Viren her bekannt sind, z.B. die Übertragung durch kontaminiertes Futter, mit dem Trinkwasser, durch stechende Insekten, durch feinste Tröpfchen in der Luft oder congenital von der Mutter auf den Foeten spielen für die Ausbreitung der Tollwut keine Rolle; nur unter extremen Bedingungen und in Einzelfällen kann die eine oder andere der genannten Übertragungsweisen zu einer Infektion führen. Solche extremen Bedingungen sind z.B. in den von Hunderttausenden von Fledermäusen bewohnten Höhlen in Texas gegeben, in welchen Menschen tödlich erkrankten und in welchen es gelungen ist Coyoten und Füchse zu infizieren, ohne dass eine direkte Kontaktmöglichkeit mit den Fledermäusen bestand. Es wird angenommen, dass die Ausscheidungen dieser Fledermäuse, von denen eine erhebliche Anzahl tollwutinfiziert sind, als Aerosol von den exponierten Tieren inhaliert wurde und so zu einer Infektion führte.

Auch durch die intakte Haut erfolgt keine Infektion; es genügen dazu aber offenbar kleine Kratzverletzungen.

Praktisch ist es so, dass virushaltiger Speichel um zu einer Infektion zu führen in die verletzte Haut oder in tiefere Gewebe gelangen muss, oder eventuell auch durch Belecken in besonders grosser Menge auf eine Schleimhaut.

Deshalb wird die Tollwut fast ausschliesslich durch Biss übertragen. Bei einem Biss sind die Bedingungen erfüllt, die für die Übertragung notwendig scheinen: Infizierter Speichel wird in unmittelbarer Nähe empfindlicher Zellen, deren Natur nicht näher bekannt ist deponiert, und das Virus kann durch Adsorption und Penetration in diese Zellen den Infektionszyklus beginnen.

Diese obligatorische Übertragung mit dem Biss mag ein weiterer Grund dafür sein, dass sich die Tollwut vorwiegend unter Carnivoren ausbreitet, obgleich im gleichen Biotop bei uns z.B. auch hochempfängliche Ruminanten wie das Reh vorkommen.

Es ist wahrscheinlich nicht völlig abgeklärt, in welcher Weise Tollwut auf andere Wildtiere übergreift, wie z.B. Marder, Iltisse, Wiesel und Raubvögel. Eine perorale Infektion, d.h. eine Infektion beim Fressen, geht unter experimentellen Bedingungen in den meisten Fällen nicht an. So gelang es z.B. Tierkel nicht durch Verfütterung infizierter Mäuse, Füchse und Hunde Tollwut zu übertragen. Dagegen konnte Soave durch Verfüttern von infiziertem Mäusehirn an Mäuse ohne offensichtliche Verletzungen der Maulschleimhaut in 4 von 50 Mäusen Tollwut hervorzurufen. Die Möglichkeit, dass sich Wildtiere und Raubvögel am Kadaver eines an Tollwut eingegangenen Wildtieres infizieren, lässt sich nicht ohne experimentelle Überprüfung von der Hand weisen, beson-

ders wenn wir die hohe Tenazität des Virus während der kalten Jahreszeit berücksichtigen. Um auf diese Weise Tollwut zu übertragen, müssten stark infizierte Gewebe, wie Hirn und Speicheldrüsen gefressen werden und eventuell auch akzidentelle Verletzungen der Maulschleimhaut vorliegen.

Die Tollwutübertragung auf den Menschen ist nachgewiesener Massen in den weitaus meisten Fällen auf Hunde-, Katzen- und in zunehmendem Masse auf Wildtierbisse zurückzuführen.

Kehren wir zurück zur Besprechung des *Krankheitsgeschehens*. Das durch den Biss in den Körper gelangte Tollwutvirus wandert entlang der Nervenbahn ins Rückenmark und ins Gehirn. Experimentell kann durch die Durchtrennung des entsprechenden Nervenstranges diese zentripetale Ausbreitung unterbrochen werden.

Diese Viruswanderung dauert unterschiedlich lang, sie ist in der Regel kurz bei Bissverletzungen in Kopfnähe, lang bei Bissverletzungen an den Extremitäten. In dieser Zeit werden keine bedrohlichen Symptome beobachtet. Diese symptomlose Zeitspanne, auch Inkubationszeit genannt, kann minimal 8-10 Tage, in der Regel 2 bis mehrere Wochen, aber auch Monate und eventuell Jahre dauern. Es gehört mit zu den Schrecken dieser Krankheit, dass gebissene Menschen nach Wochen oder Monaten noch tödlich erkranken können. Die Angst, die einen Betroffenen oder seine Familie befallen kann, ist ein wesentlicher Grund für die Bekämpfung der Tollwut.

Krankheitssymptome treten erst auf, wenn das Tollwutvirus sich auch im Hirn und Rückenmark ausgebreitet und sich in den Nervenzellen tausend und zehntausendfach vermehrt hat. Es kommt dabei zu charakteristischen Virusanhäufungen im Zytoplasma infizierter Nervenzellen, nach ihrem Entdecker Negrikörperchen genannt.

Nach elektronenmikroskopischen Untersuchungen (Miyamoto) baut sich das Negrikörperchen aus einer peripher gelegenen grauen Matrix und zentral einer Anhäufung von Viruspartikeln und Membranen auf.

Die Negrikörperchen bilden die Grundlage für die histologische *Tollwutdiagnostik* seit 1903.

Die Chancen für eine korrekte *histologische* Tollwutdiagnose liegen bei maximal 90% der positiven Fälle, viele Angaben liegen aber wesentlich niedriger; dies hängt sicher mit der Übung und Technik im entsprechenden Labor zusammen, da die histologische Diagnose viele Fehlermöglichkeiten einschliesst.

Mit grösseren Erfolgschancen als histologisch lässt sich das Tollwutvirus im *Tierversuch* nachweisen, sie liegen bei 95—98%. Man überträgt dabei infiziertes oder verdächtiges Hirnmaterial intracerebral auf weisse Mäuse, welche ihrerseits nach 10 bis 20 Tagen an Tollwut erkranken. Die Identifizierung des Erregers erfolgt dann histologisch durch Nachweis von Negrikörperchen oder durch Neutralisation mit einem spezifischen Antiserum.

Als wesentlicher Nachteil, welcher diese Methode anhaftet, ist die lange Zeitdauer zu werten, die man abwarten muss, bevor sich eine Diagnose stellen lässt.

Eine wesentliche Verbesserung der diagnostischen Methoden stellt die *Immunfluoreszenz* dar. Sie verbindet in eleganter Weise die morphologischen Charakteristika der Viruseinschlüsse mit der Spezifität einer Antigen-Antikörperreaktion. Diese Methode findet bei uns in der diagnostischen Tollwutzentrale, wie auch in anderen Ländern breite Anwendung. Man geht dabei folgendermassen vor:

Hauchdünne Abklatsche von Hirnpartien werden mit einem Tollwutantiserum überschichtet. Dieses Tollwutantiserum enthält spezifische Antikörper, welche fest mit einem fluoreszierenden Farbstoff (Fluoreszeinisothiocyanat) gekoppelt worden sind. Dort wo sich Tollwutvirus im Präparat befindet, wird sich der Antikörper anhaften und beim nachfolgenden Spülen nicht entfernen lassen. Zur Beurteilung werden die Präparate mikroskopisch unter Ultraviolettbeleuchtung betrachtet. Der durch den Antikörper spezifisch an Tollwutvirus in Negrikörperchen und kleineren Agglomeraten gebundene fluoreszierende Farbstoff lässt dabei diese Strukturen apfelgrün aufleuchten. Diese Methode ist zum Glück sehr empfindlich und treffsicher, und ersetzt wegen der raschen Durchführbarkeit ältere Verfahren weitgehend. Die Treffsicherheit liegt bei 98 %.

TABELLE 1.

Tollwutdiagnostik am Vet.-bakt. Institut, Bern.
Vergleich der Empfindlichkeit von Tierversuch und Immunfluoreszenz an 231 positiven Fällen.

Immunfluoreszenz	Tierversuch	Zahl und	% der Fälle
positiv	positiv	213	92,2
positiv	negativ	15	6,5
negativ	positiv	3	1,3
	Gesamtzahl	231	100
Total Immunfluoreszenz		228/231	98,7
Total Tierversuch		216/231	93,5

Folgende Erklärungen können für die Diskrepanz der Methoden angegeben werden, abgesehen von Fehldiagnosen:

1. Immunfluoreszenz positiv, Tierversuch negativ:

a) Wärmeinaktivierung des Virus

b) Vorhandensein neutralisierender Antikörper im Gewebe, analog zur „Rabies inhibiting substance" (Wilsnack und Parker 1966). Versuche, Antikörper in unserem Untersuchungsmaterial nachzuweisen, verliefen negativ.

c) Tollwutvirusstämme mit reduzierter Mäusevirulenz. Johnson hat 1966 einen Virusstamm aus einem Skunk (M. mephitis) und Constantine und Woodall 1966 aus Fledermäusen eine Reihe von Virusstämmen isoliert, welche für entwöhnte Mäuse und andere Tiere eine reduzierte Virulenz zeigen, in Saugmäusen aber zu tödlicher Infektion führen. Untersuchungen in dieser Richtung sind bei uns im Gange.

Virusstämme von reduzierter Virulenz und verändertem Organtropismus könnten für die Epidemiologie der Tollwut von wesentlicher Bedeutung sein. Untersuchungen in dieser Richtung sind aber erst durch die neueren Methoden möglich geworden und stecken noch in den Anfängen.

2. Immunfluoreszenz negativ, Tierversuch positiv:

Abgesehen von ungleichmässiger Virusverteilung im Hirn als mögliche Erklärung, kann in der Inkubationszeit zuwenig Virus im Hirn vorhanden sein, als dass es sich durch Immunfluoreszenz nachweisen liesse. Der Mäusetierversuch ist in diesen Fällen, die im Untersuchungsmaterial selten sind, nach Jentzsch (1967) bis über 100fach empfindlicher als die Immunfluoreszenz.

Der Vollständigkeit halber möchte ich als weitere diagnostische Möglichkeit den Serumneutralisationstest erwähnen, d.h. den Nachweis tollwutneutralisierender Antikörper im Tier- oder Patientenserum. Bei der Tollwut mit ihrer oft langen Inkubationszeit können infizierte Tiere oder Menschen oft Antikörper gegen das Tollwutvirus bilden, und zwar bis zu einem gewissen Grade unabhängig davon, ob der Krankheitsausgang tödlich ist oder nicht. Diese Methode dient vor allem epidemiologischen Erhebungen und der Prüfung der Wirksamkeit von Impfstoffen.

Die Virusvermehrung im Hirn, auf deren Nachweis, wie wir gesehen haben, die meisten diagnostischen Verfahren beruhen, führt zu einer Entzündung, vorwiegend der grauen Substanz, einer sogenannten Polioenzephalitis, ähnlich wie sie auch bei anderen Viruskrankheiten auftritt. Diese Entzündung bewirkt vorerst ein *gestörtes Verhalten* der befallenen Tiere:

Füchse z.B. verlieren ihre Scheu vor menschlichen Siedlungen und irren auch bei Tag mitten durch Dörfer, wobei es sehr häufig zu Raufereien mit Bauernhunden kommt. In unserem Untersuchungsmaterial wurde bei 12% der positiven Füchse (37 von 314) eine solche Beisserei mit Hund oder Katze beobachtet.

Die Tiere scheinen zutraulich und geraten wahrscheinlich durch unglücklichen Zufall auch in Ställe und Wohnhäuser. Füchse können dabei auf kurze

Distanzen mit Menschen oder Haustieren zusammentreffen und dabei anstelle von Fluchtverhalten Aggressivität zeigen. Solche Situationen wurden in weiteren 6% der Fälle rapportiert (20 von 314).

Die Zahl solcher Kontaktmöglichkeiten ist sicher noch wesentlich grösser, da hier nur die wirklich beobachteten Fälle angeführt wurden. Der Grossteil der untersuchten Füchse sind zudem erschossen oder erschlagen worden. Eine mögliche Gefährdung der beteiligten Leute ist in unserer Zusammenstellung nicht berücksichtigt worden.

Bis heute wurden folgende Haustiere in der Schweiz tollwütig befunden:

	1967	1968 (bis 19. April)
Katze	2	9
Schaf	2	6

Menschen wurden bis jetzt von folgenden tollwütigen Tieren mit gesicherter Diagnose gebissen:

Katze	3	
Fuchs	1	
Dachs	1	(Identität zwischen beissendem und untersuchtem Tier nicht gesichert.)
Steinmarder	1	

Entgegen dem Schema, dass die Wildtiertollwut nur über den Hund oder die Katze auf den Menschen übertragen wird, zeigt unsere Erfahrung aus einem kleinen verseuchten Gebiet der Schweiz, dass ähnlich wie in den USA, auch Wildtiere den Menschen ohne Provokation beissen können. Seitdem die Hundetollwut durch die Hundeschutzimpfung weitgehend eliminiert wurde, treten Fälle verursacht durch Katzen, welche seuchenpolizeilich kaum zu kontrollieren sind, und durch Wildtiere immer stärker in den Vordergrund.

Eine indirekte Gefährdung des Menschen besteht durch die Infektion von Weidetieren, wie z.B. Schafen und Rindern.

Obgleich kein Grund zur Panik vorliegt, stellt die Tollwut doch eine reelle Gefahr für Mensch und Haustiere dar. Die Wildtiertollwut ist nicht auf abgelegene Orte beschränkt, wo sich Fuchs und Hase Gut-Nacht sagen.

Ausser zu agressivem Verhalten, dessen Bedeutung für den Menschen ich kurz erörterte, führt die zentralnervöse Erregung tollwutkranker Tiere auch zu abnormem Appetit und zu erhöhtem Geschlechtstrieb. Dem Erregungsstadium (auch rasende Wut genannt) folgt eine Phase mit Gleichgewichtsstörungen und zunehmenden Lähmungserscheinungen (sog. stille Wut), welche unter Wasserverlust und allgemeiner Erschöpfung meist infolge Lähmung der Atemmuskulatur zum Tode führen.

In früheren Zeiten wurde vor allem die rasende Wut beobachtet, während heute vor allem beim Hund und den übrigen Haustieren, mit Ausnahme der Katze das Bild der stillen Wut mindestens ebenso häufig, wenn nicht häufiger auftritt. Dies hängt kaum mit einer grundlegenden Änderung im klinischen Bild der Tollwut zusammen, sondern eher mit den wesentlich verbesserten und vereinfachten diagnostischen Verfahren. Es wird jetzt viel häufiger und treffsicherer auf Tollwut untersucht, auch in Fällen, in denen man früher auf Grund der Klinik gar nicht an Tollwut gedacht hat.

Beim Menschen, welcher zum Glück selten von dieser schrecklichen Krankheit befallen wird, gesellt sich als charakteristisches Symptom eine Wasserscheu zum Krankheitsbild, ein Unvermögen abzuschlucken, infolge unkoordinierter schmerzhafter Kontraktionen der Schlundmuskulatur. Dies führt in kurzer Zeit reflektorisch zum Brechreiz beim blossen Anblick eines Glases Wasser. Der Kranke bleibt noch lange bei hellem Bewusstsein und wird von schrecklicher Todesahnung gepeinigt. Die Krankheit endet bei Mensch und Tier in den meisten Fällen wenige Tage nach dem Ausbruch mit dem Tode.

Mit dem Tode eines Tieres wäre auch die Infektionskette unterbrochen.

Die Tollwut, eine Jahrhunderte alte Krankheit, wäre sicher schon lange verschollen, wenn nicht ein Übertragungsmechanismus „eingebaut worden" wäre, welcher den Fortbestand des Virus garantieren würde. Die Virusvermehrung im Nervensystem allein erlaubt keine Übertragung des Virus auf einen neuen Wirt. Dies gilt zum Beispiel für hirnadaptierte, sogennante fixierte Virusstämme, welche nur selten oder nicht ausgeschieden werden.

Beim natürlich vorkommenden Tollwutvirus gibt es zwei Mechanismen, welche auf verschiedene Weise den Fortbestand des Virus sichern. Dies sind einerseits die Virusvermehrung in den Speicheldrüsen, zum andern latente Infektionen.

Ungefähr gleichzeitig mit, eventuell auch schon bis zu 6 Tagen vor dem ersten Auftreten von Symptomen, erscheint das Virus auch in den Speicheldrüsen infizierter Tiere. Man nimmt auf Grund verschiedener Experimente an, dass das Virus nachdem es von der Infektionsstelle längs der Nervenbahnen ins Gehirn gelangt ist, auch wiederum längs von Nervenbahnen aus dem Hirn in verschiedene Organe gelangt, unter anderem auch in die Speicheldrüsen, in denen sich das Tollwutvirus in erheblichen Mengen weitervermehren kann. Damit wird aber in den meisten Fällen auch der Speichel infektiös und garantiert eine weitere Übertragung.

Epidemiologie

Die Art und Weise, in der sich die Tollwut ausbreitet, wird weitgehend durch das Verhalten der Tierart bestimmt, welche Hauptträger des Seuchenzuges ist. Beim gegenwärtigen Seuchenzug in Mittel- und Westeuropa sprechen alle Befunde dafür, dass es sich dabei um den Fuchs handelt. Auch unsere Unter-

suchungen an rund 2000 Tieren weisen in derselben Richtung, auch wenn sie für sich allein nicht vollständig beweisend sind:

Die folgenden Tabellen zeigen die Gesamtzahl der nachgewiesenen Tollwutfälle in der Schweiz für das Jahr 1967 und für die Zeit vom 1. Jan. bis zum 25. April 1968.

Gesamtzahl der tollwutpositiven Tiere in der Schweiz nach den Untersuchungen an der Tollwutzentrale des Vet.-bakt. Institutes Bern.

	1. Jan.—31. Dez. 1967	1. Jan.—25. April 1968	% der Gesamtzahl (486)
Füchse	183	234	86
Dachse	6	7	2,6
Marder	4	4	1,6
Rehe	7	22	6
Katzen	2	9	2,2
Schafe	2	6	1,6
andere	—	—	—
Gesamtzahl	204	282	100%

Der Fuchs sticht in diesen Tabellen deutlich aus den übrigen untersuchten Tieren als Tollwutträger hervor. Da aber der Fuchs im Rahmen der Seuchenbekämpfung dezimiert wird, möchte ich diese Zahlen nach weiteren Kriterien untersuchen, welche diese Massnahme rechtfertigt, und dabei folgende 3 Punkte im Auge haben:

1. Das *zeitliche Auftreten* der Tollwut in neuverseuchten Gebieten bei verschiedenen Tierarten.
2. Häufigkeit der Tollwut in Bezug auf die Gesamtzahl untersuchter Tiere der verschiedenen Tierarten, und daran anknüpfend
3. Überlegungen über die Bedeutung der Tollwut als Todesursache beim Fuchs.

Ich möchte vorausschicken, dass in den, in den folgenden Tabellen berücksichtigten Gebieten, und während der angegebenen Zeitspannen, praktisch alle irgendwie verdächtigen und alle totgefundenen Tiere, soweit sie nicht stark verfault waren, zur Untersuchung gelangten.

Zeitliches Auftreten der Tollwut bei verschiedenen Tierarten:

Am 3. März 1967 wurde der erste Tollwutfall in diesem Seuchenzug bei Merishausen im Kanton Schaffhausen, bei einem Fuchs diagnostiziert. In den folgenden 5 Monaten waren 10 von 36 untersuchten Füchsen als positiv befunden worden. Am 18. 5., also 2 Monate nach dem ersten Fuchsfall, wurde einer von insgesamt 9 untersuchten Mardern als tollwütig befunden; über hundert weitere Tiere, die

vom März bis Ende Juli untersucht wurden, aus dem gleichen Gebiet, waren alle negativ.

Von August bis Dezember breitete sich die Tollwut im Kanton Schaffhausen stark aus, von 212 untersuchten Tieren waren 144 positiv, die sich wie folgt verteilten:

Tollwutuntersuchungen Kanton Schaffhausen: Aug.—Dez. 1967

	Gesamtzahl untersuchter Tiere	davon positiv
Füchse	154	131 = 86%
Dachse	9	5
Baum-und Steinmarder	4	2
Rehe	13	4
Katzen	20	1
Schaf	3	1
andere	9	—

Aus dem Kanton Zürich liegen ähnliche Zahlen vor, die in der folgenden Tabelle zusammengefasst sind:

Tollwutuntersuchungen im Kanton Zürich vom August 1967 bis 3. April 1968

	Aug.—13. Nov. 67 total untersucht alle negativ 45	14. Nov.—31. Dez. 67		1. Jan.—3. April 68	
		total untersucht 212	davon positiv 28	total untersucht 515	davon positiv 151
Füchse	27 (+1 verdächtig)	118	26[a] 22%	233	129 55%
Dachse	—	3	—	13	2[b]
Baum- und Steinmarder	2	14	—	26	1[c]
Rehe	2	8	1[d]	49	11
Hasen	1	1	—	13	—
Eichhörnchen	5	14	—	17	—
Hunde	1	2	—	7	—
Katzen	5	33	1	137	4
Schafe	1	7	—	8	4
andere	—	12	—	12	—

Erste Fälle bei verschiedenen Tierarten:

a) Fuchs, 14. 11. 1967 am Irchel

b) Dachs, 11. 3. 1968

c) Marder, 6. 3. 1968

d) Reh, 29. 12. 1967

Sowohl im Kanton Schaffhausen, wie im Kanton Zürich konnten die ersten Fälle bei Marder und Dachs, welche als potentielle Tollwutträger in Frage kommen, erst Monate nach dem ersten Fuchsfall nachgewiesen werden.

Es scheint also der Fuchs zu sein, welcher die Tollwut in eine neue Gegend hineinträgt.

Aus den obenstehenden Tabellen lässt sich auch ersehen, dass der Fuchs in Bezug auf die Gesamtzahl der untersuchten Füchse viel häufiger tollwütig ist, als andere Tierarten in bezug auf die jeweils untersuchte Gesamtzahl derselben Art. Die dritte Frage nach der Bedeutung der Tollwut als Todesursache vor allem beim Fuchs lässt sich nicht ohne weiteres beantworten. Es fehlen dazu Grundlagen der Fuchsoekologie, Dichte der Besiedlung, Lebensdauer, Nachwuchsrate und auch Angaben über Abgänge aus anderen Ursachen. Es ist deshalb sehr zu begrüssen, dass jetzt in verschiedenen Gebieten solche Untersuchungen unternommen werden, finanziert durch den Nationalfonds und z.T. durch das Eidg. Veterinäramt.

Tollwütige, lebende Tiere, von der Grösse des Fuchses, verhalten sich auffällig und gelangen dadurch, dass sie dem Menschen über den Weg laufen, häufig zur Untersuchung. Der Prozentsatz tollwutpositiver Tiere, unter den als verdächtig abgeschossenen, wird erwartungsgemäss hoch sein. Vorausgesetzt, dass totgefundene Tiere einen zuverlässigen Querschnitt durch die Abgänge einer Tierart darstellen, geben die Anzahl positiver Tiere unter den totgefundenen ein besseres Mass der Bedeutung der Tollwut als Todesursache unter verschiedenen Spezies.

Vergleichen wir die *tollwutpositiven Befunde aus Gebieten mit starker Verseuchung*, in dem wir zwischen totgefundenen und abgeschossenen Tieren unterscheiden, so erhalten wir folgende Zahlen:

Es scheint festzustehen, dass ein hoher Prozentsatz (über 50%) der Fuchsabgänge in einem tollwutverseuchten Gebiet auf Tollwut zurückzuführen ist.

Wir müssen also zusammenfassend feststellen, dass Füchse in unseren Gegenden das wichtigste Tollwutreservoir, die Hauptvektoren und auch die Hauptleidtragenden darstellen.

Auch beim Fuchs verläuft die Krankheit tödlich, eine latente, d.h. symptomlose Infektion wurde bis jetzt nur bei einer arktischen Form der Tollwut, bei Polarfüchsen, festgestellt. Unsere einheimischen Rotfüchse scheiden aber das Tollwutvirus lange genug aus, um andere Tiere, wiederum vorwiegend Füchse, zu infizieren. Wittman und Kokles konnten nur bei einem von 187 untersuchten Fuchsseren Antikörper gegen Tollwutvirus nachweisen. Dies bedeutet wahrscheinlich, dass Genesung oder inapparente Infektionen bei Füchsen sehr selten sind.

Die Seuchenausbreitung verläuft unter den reviertreuen Füchsen ziemlich langsam, in einer mehr oder weniger geschlossenen Front und rückt im Jahr

durchschnittlich etwa 40 km, aber auch 100 bis 150 km, vor. (Vgl. Karte Tollwut-Ausbreitung in der Schweiz, März 1967 bis März 1968.)

*Untersuchungsbefunde aus Gebieten mit starker Verseuchung * :*

		Gesamtzahl untersucht	davon positiv	%
Fuchs	getötet	391	227	78
	tot gefunden	61	33	55
Marder	getötet	21	2	
	totgefunden	10	1	
Dachs	getötet	9	5	
	tot gefunden	13	2	
Reh	getötet	39	13	
	tot gefunden	23	2	

* Ganzer Kanton Schaffhausen vom Angust bis Dezember 1967, Gebiet des Kantons Zürich, in dem zwischen dem 1. Januar und 3. April 1968 Tollwutfälle aufgetreten sind.

Man beobachtet im Laufe eines Jahres ein zweimaliges Aufflackern der Seuche: einmal im Januar — Februar, welches mit den Beissereien zwischen den Rüden während der Ranzzeit in Zusammenhang gebracht wird; und dann im August — September — Oktober, wenn sich die Jungfüchse verselbständigen. Die Ansteckungsrate ist gerade so gross, dass die Fuchspopulation etwas dezimiert wird, aber ungenügend gross um mit dem Fuchs auch die Tollwut zum Verschwinden zu bringen. Der alljährliche Fuchsnachwuchs sorgt dafür, dass die Krankheit in befallenen Gegenden erhalten bleibt, wie wir aus grossen Gebieten Deutschlands ersehen, welche seit 10, 20 und mehr Jahren verseucht geblieben sind.

In Gegenden, in welchen die Tollwut von hundeartigen Carnivoren, wie dem Haushund, Schakal und Wolf verbreitet wird, Tiere, welche in Rudeln leben und weite Streifzüge unternehmen, breitet sich die Tollwut viel sprunghafter aus, als wir es bei uns beobachten können.

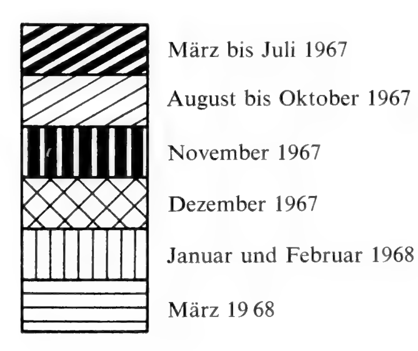
Auch die Möglichkeit, dass die Tollwut von Vögeln, z.B. Mäusebussarden verschleppt wird, kann sicher negiert werden. Nördliche Mäusebussarde, welche im Winter von Deutschland her auch die Schweiz durchziehen, hätten schon seit 20 Jahren Gelegenheit gehabt, einzelne Tollwutherde in der Schweiz zu setzen. Das Seuchengeschehen spricht ihnen eine epidemiologische Bedeutung ab.

Abb. 1.

Tollwut-Ausbreitung in der Nordostschweiz zwischen März 1967 bis Ende März 1968.

Die schraffierten Zonen stellen Gebiete dar in denen während einer bestimmten Periode Tollwutfälle erstmals nachgewiesen worden sind. Das gesamte schraffierte Gebiet ist heute als verseucht anzusehen.

Erstmaliger Nachweis von Tollwuterkrankungen:



Latente Infektionen:

Neben der klassischen Verlaufsform der Tollwut, welche mit dem Tode des Tieres endet, kann man bei verschiedenen Spezies auch symptomlose Verlaufsformen beobachten. Je nach Tierart und wahrscheinlich auch Virusstamm treten

solche latente Infektionen mehr oder weniger häufig auf. Sie sind bekannt vom Hund, dem amerikanischen Skunk, Labormäusen, bei einer grossen Zahl von Fledermäusen und beim Polarfuchs, bei der erwähnten Polar Madness.

Bei Fledermäusen vermehrt sich das Tollwutvirus nicht nur im Hirn und im Nervensystem, sondern auch im sogenannten interskapulären braunen Fettgewebe, einem stoffwechselaktiven Speicherorgan. In diesem Organ kann sich das Tollwutvirus bei der Überwinterung halten, ohne zur Erkrankung des Wirtes zu führen. Nach der Überwinterung kann das Virus wieder aktiviert werden, auf die Speicheldrüsen übergreifen und damit auch übertragen werden.

In Europa spielt die Fledermaustollwut eine sehr unbedeutende Rolle. Obgleich etwa 5 positive Befunde bei verschiedenen Fledermausarten erhoben wurden, haben Reihenuntersuchungen in Europa bei Fledermäusen keinen Hinweis auf ein Tollwutreservoir ausserhalb der Carnivoren gegeben. Auch bei Nagetieren, einem vermuteten Reservoir, sind bis jetzt nur Einzelfälle festgestellt worden, trotzdem in verseuchten Gebieten Tausende von Mäusen untersucht worden sind.

Die befallenen Ruminanten sind sicher als epidemiologische Sackgassen zu werten, welche höchstens den Menschen als Tierarzt, Jäger, Landwirt oder Metzger gefährden können.

Offen bleibt die Frage, in welcher Weise sich Dachs und marderartige Raubtiere am Seuchengeschehen beteiligen. H. N. Johnson, der als guter Kenner der epidemiologischen Verhältnisse in den USA gilt, vermutet ein Tollwutreservoir bei marderartigen Raubtieren, vor allem dem Skunk, charakterisiert durch latente Infektionen und auch wenig virulente Virusstämme. Diese Vermutungen bedürfen aber noch einer eingehenden Untersuchung; entsprechende Untersuchungen bei den bei uns vorkommenden Mardern und Wieseln fehlen fast vollständig.

Untersuchungen auf neutralisierende Antikörper, welche einen Hinweis auf den Durchseuchungsgrad einer Tierart geben könnten, fehlen weitgehend, vor allem auch deshalb, weil sie immer noch ziemlich arbeits- und materialaufwendig sind, und sich Serumproben von Wildtieren nicht so ohne weiteres beschaffen lassen.

Abschliessend zu diesen Bemerkungen zur Epidemiologie der Tollwut möchte ich darauf hinweisen, dass der gegenwärtige Tollwutseuchenzug unter den Füchsen nicht der erste ist, der die Schweiz heimsucht. Bis zurück ins 13. Jahrhundert liegen glaubwürdige Berichte über Wildtier- und Hundetollwut aus verschiedenen europäischen Ländern vor.

Mit Beginn etwa um 1800 waren grosse Teile des schweizerischen Mittellandes von Fuchstollwut befallen, die Krankheit hielt sich für mindestens 30 Jahre. Sie verschwand aber wieder vollständig, sicher nicht zufällig. Die Frage, warum, bleibt aber ein Rätsel! Es wäre sicher nützlich, die Antwort darauf zu

erfahren, nicht zuletzt darum, weil sich daraus Richtlinien für die Bekämpfung ableiten liessen. Vielleicht liegt die Erklärung für den Rückgang der Fuchstollwut darin, dass in den 40er Jahren des letzten Jahrhunderts nach Goeldi Schweizer Fuchspelze in einer Menge von 14—17 000 pro Jahr einen begehrten Ausfuhrartikel darstellten. Eine solche Modeentwicklung käme sicher auch den gegenwärtigen Seuchenbekämpfungsmassnahmen zugute.

Es ist aber zumindest ebenso wahrscheinlich, dass die Tollwut spontan zurückgegangen ist. Es ist deshalb wünschenswert, wenn in der nächsten Zeit Faktoren, welche dabei eine Rolle spielen könnten, untersucht würden, wie z.B. der Einfluss der Tollwut auf die Fuchspopulation oder die Frage, ob und in welchem Ausmasse Füchse bei natürlichem Kontakt mit dem Virus durch sub-

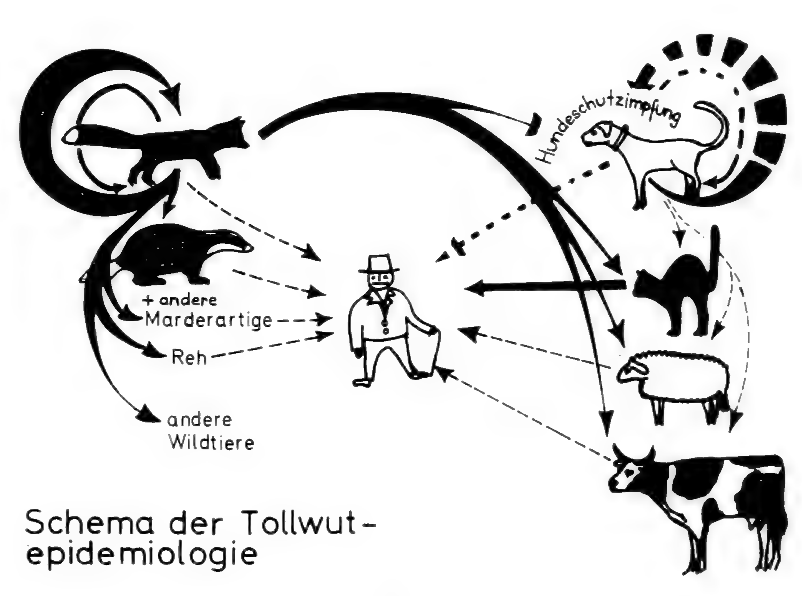


ABB. 2.

Epidemiologie der Tollwut in Westeuropa:

Legende :

Der Tollwutzyklus unter den Wildtieren hält sich durch die Infektionsübertragung von Fuchs zu Fuchs. Die übrigen Wildtiere können wohl erkranken, sie stellen aber Einzelfälle dar, und übertragen die Infektion nur ausnahmsweise weiter.

Durch den tollwütigen Fuchs wird die Infektion durch Biss auf Haustiere übertragen, auch hier handelt es sich mit Ausnahme des Hundes um isolierte Einzelfälle. Unter Hunden kann sich ein zweiter Tollwutzyklus ausbilden. Dieser sogenannte urbane Tollwutzyklus kann durch die Hundeschutzimpfung weitgehend ausgeschaltet werden.

Der Mensch kann durch jedes tollwütige Tier gefährdet sein. Wenn keine Hundetollwut auftritt sind es besonders Katzen und in zweiter Linie verschiedene Wildtiere, welche den Menschen durch Biss gefährden.

letale Virusdosen immunisiert würden, und auch ob wesentliche Virulenzunterschiede zwischen verschiedenen Strassenvirusstämmen auftreten.

Ich habe versucht Ihnen das Krankheitsgeschehen im Tier und die epidemiologischen Gegebenheiten unter den Wild- und Haustieren zu skizzieren; und möchte abschliessend auf die *Bekämpfungsmöglichkeiten* etwas näher eintreten.

Die ältesten Massnahmen richten sich gegen die Hundetollwut, sie bestehen in der Hundekontrolle und Besteuerung, und in einer strikten Quarantänisierung eingeführter Hunde. Eine Reihe von Inseln, z.B. England konnten so die Tollwut von ihrem Gebiet fernhalten. Auf diese Weise vermutlich auch Australien.

Ein wesentlicher Fortschritt stellt die Hundeschutzimpfung dar. In den USA sind durch die Hundeimpfung die Fälle bei Hunden von rund 9000 um 1944 auf etwa 600 im Jahre 1961 gesunken. Parallel dazu nahmen die menschlichen Tollwutfälle von 53 im Jahre 1944 auf 3 im Jahre 1961 ab.

Die heute zur Verfügung stehende Vakzine für Hunde kann nach einer einmaligen Injektion des lebenden, attenuierten Virus einen Schutz bis zu 3—4 Jahren geben.

Auch für andere Haustiere stehen immer bessere Vakzinen zur Verfügung.

Die Behandlung des tollwutexponierten Menschen besteht in lokaler Wundbehandlung, eventueller Exzision der Wunde, der Gabe von Hyperimmunserum und der subkutanen Applikation in die Bauchdecke von 14 bis 20 Dosen à je 2 ml einer Tollwutvakzine in eintägigem Abstand. Diese Behandlung ist sicher immer unangenehm und in Abhängigkeit von der Schwere der Exposition nicht in jedem Fall erfolgreich. Sie kann zudem mit immunologischen Komplikationen verbunden sein, welche in den schwersten Fällen zu bleibenden Lähmungen führen können. Man wird deshalb diese Behandlung nur bei zwingender Indikation durchführen.

Alle diese Massnahmen lassen aber die Wildtiertollwut unberührt. An eine Immunisierung der Wildtiere ist im gegenwärtigen Zeitpunkt nicht zu denken, ein alljährliches Einfangen eines Grossteils unserer Füchse unmöglich. Anwendbar wären zur Immunisierung Virusstämme, welche nach der Aufnahme, z.B. in einem Köder eine nichtletale Infektion und eine gute Immunität auslösen würde. Solche Tollwutvakzinen sind nicht bekannt.

Eine andere Möglichkeit besteht in der Bekämpfung des Hauptvirusträgers, in unserem Falle des Fuchses.

Zwei Ziele lassen sich dabei anstreben, die unterschiedlich leicht erreicht werden können:

1. Reduktion der Zahl der möglichen Vektoren. Im Monat Oktober z.B. wurden aus dem Kanton Schaffhausen 43 tollwütige Füchse untersucht. Wenn wir eine durchschnittliche Dauer der Virusausscheidung von 6 Tagen annehmen, so bedeutet das, dass auf dem relativ kleinen Gebiet des Kantons Schaffhausen

während eines Monats jeden Tag 8 tollwütige Tiere, potentielle Tollwutüberträger, herumlaufen.

Ein Grossteil der Füchse geht wahrscheinlich jedes Jahr jämmerlich an Tollwut zugrunde. Ich möchte für mich weder die eine noch die andere Todesart wählen, der Abschuss und die Baubegasung aber sind sicher rascher.

2. das zweite Ziel, nämlich die Tollwut aus einem Gebiet gänzlich fernzuhalten, ist sicher schwieriger zu erreichen. In Dänemark ist es gelungen durch die starke Reduktion des Fuchs- und Dachsbestandes in einem 60 km tiefen Gürtel längs der deutschen Grenze den 1964 erfolgten Tollwuteinbruch zurückzudämmen. Dänemark ist heute tollwutfrei, sicher begünstigt durch seine Lage auf einer Halbinsel und die topographischen Verhältnisse, welche einen Erfolg der Baubegasung garantieren.

Nach den bisherigen epidemiologischen Erfahrungen ist für den Ausbruch einer Epizootie ein dichter Fuchsbestand notwendig. Durch die Reduktion des Bestandes, nach Dean auf 1 Fuchs pro 2,5 km², soll die Tollwut zum Erlöschen gebracht werden.

Aus dem Kanton Zürich liegen aber Angaben von 4—8 Füchsen/km² Wald 1965 vor.

Wenig Leuten sind diese Bekämpfungsmassnahmen sympathisch, auch nicht dem Eidg. Veterinäramt, aber es sind im Moment die einzigen Massnahmen, welche einen Erfolg erhoffen lassen.

Die Wildtiertollwut ist ein weltweites Problem, grosse Gebiete Europas sind heute von der Tollwut befallen. Das Vordringen und wiederum das Zurückweichen der Fuchstollwut hängt sicher wesentlich von der Dichte der Fuchspopulation ab. Wieweit noch andere Faktoren eine Rolle spielen, müssen weitere Untersuchungen zeigen. Solche epidemiologischen Erhebungen bedürfen einer engen Zusammenarbeit zwischen Wildtieroekologen und Leuten, welche sich von der veterinärmedizinischen Seite her mit der Tollwut befassen. Es ist zu hoffen, dass nachdem in den letzten Jahren entscheidende Fortschritte in der Bekämpfung der Hundetollwut durch Vakzination, in der Diagnostik und in der Behandlung menschlicher Infektionsfälle erzielt worden sind, auch entscheidende Fortschritte in der Kenntnis über die Wildtiertollwut und deren Eindämmung erzielt werden.

N° 37. **G. Wagner.** — Topographisch bedingte zweigipflige und schiefe Kreisverteilungen bei der Anfangsorientierung verfrachteter Brieftauben.[1] (Mit 5 Textabbildungen.)

Zoologisch-Vergleichend Anatomisches Institut der Universität Zürich.

Werden Brieftauben in beliebiger Entfernung von ihrem Heimatschlag einzeln oder im Verbande freigelassen, so schlagen sie nach einigen unregelmässigen Orientierungsflügen, welche meist nicht mehr als 2—5 Minuten dauern, eine Abflugrichtung ein, die zu ihrer Heimrichtung in einer nicht zufälligen Beziehung steht. Die Richtung, in der sie aus der Sichtbarkeit im 8—10fachen Feldglas verschwinden, wird als Verschwinderichtung bezeichnet. Durch Auftragung der einzelnen Verschwinderichtungen auf einem Kreis entsteht ein Verschwindediagramm. Werden zudem die Azimute gemessen, in denen sich die Tauben nach 20, 40, 60, 120 Sekunden usw. befinden, so lassen sich auch für diese Zeitstufen Kreisdiagramme aufstellen. Diese sind für die Beurteilung des zeitlichen Ablaufes der Anfangsorientierung von Interesse.

Im Normalfall zeigt ein Verschwindediagramm eine Vorzugsrichtung, um die herum die Einzelwerte mehr oder weniger stark streuen (Abb. 1). Wir dürfen in diesem Falle annehmen, dass es sich bei den beobachteten Verschwinderichtungen um eine Stichprobe aus einer zirkulär normalen Verteilung handelt. Eine solche ist, analog zu einer nicht zirkulären Normalverteilung, charakterisiert durch eine *mittlere Richtung* und das Mass der *Streuung* um diese Richtung. Wir messen die einzelnen Richtungen einer Stichprobe als Azimute mit Norden als Nullrichtung im Uhrzeigersinn.

Die *mittlere Richtung einer Stichprobe* lässt sich aus den auf dem Einheitskreis abgetragenen Einzelvektoren exakt berechnen als *Azimut des resultierenden Vektors* nach der Formel $\operatorname{tg} \alpha r = \frac{W}{V}$, wobei $W = \Sigma \sin \alpha i$, $V = \Sigma \cos \alpha i$ und αi die Azimute der einzelnen Verschwinderichtung bedeuten. Die Länge R des resultierenden Vektors berechnet sich als $R = \sqrt{W^2 + V^2}$. Die Länge r des *mittleren Vektors* ergibt sich dann als $r = \frac{\sqrt{W^2 + V^2}}{n} = \frac{R}{n}$ (n = Anzahl Einzelwerte). Diese Länge ist ein Mass für die Streuung der Stichprobe und kann nach dem Rayleigh-*Test*, modifiziert durch Greenwood und Durand (in Batschelet 1965) zur Prüfung der Frage verwendet werden, mit welcher Wahrscheinlichkeit die Ver-

---

[1] Ausgeführt mit Unterstützung der Georges und Antoine Claraz-Schenkung.

teilung als Stichprobe aus einer uniformen Kreisverteilung (random distribution) aufgefasst werden muss (Tabelle bei SCHMIDT-KOENIG 1961, S. 242/43 und bei BATSCHELET 1965, S. 28).

Ferner lässt sich, analog zur Standard Deviation bei nicht zirkulären Verteilungen, nach BATSCHELET 1965 eine mittlere *Winkelabweichung* s berechnen nach der Formel $s = \sqrt{2(1-r)}$ (Bogenmass). Der so berechnete Wert s erfüllt, falls er nicht grösser ausfällt als 50°, wie die Standard-Deviation die Bedingung, dass rund 2/3 aller Werte der Stichprobe in das durch $\alpha r \pm s$ bestimmte Intervall fallen.

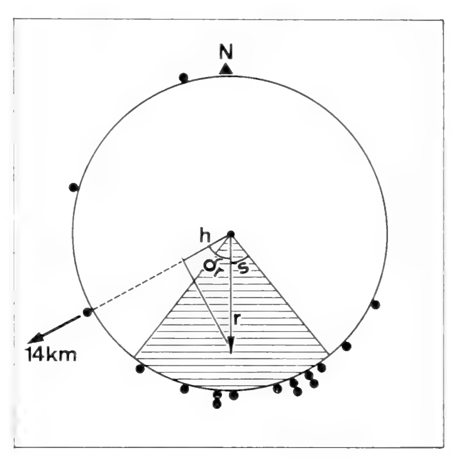


ABB. 1.

Beispiel eines Diagramms mit einer eingipfligen Verteilung der Verschwinderichtungen (Auf lassung Nr. 5/67, ohne Beeinflussung durch einen See). Eingetragen ist der *mittlere Vektor* (Länge r = 0,75), die *Heimrichtung* (Pfeil), die Abweichung (δr) der Richtung des mittleren Vektors von der Heimrichtung, die *Heimkomponente* (h) und die mittlere *Winkelabweichung* (s = 41°). Im schraffierten Sektor ($\alpha r \pm s$) befinden sich rund 2/3 (11 von 16) aller Einzelwerte der Stichprobe.

Bei dem in Abb. 1 angegebenen Beispiel weicht die Richtung des resultierenden Vektors (αr, nicht eingetragen) um —64° von der Heimrichtung ab. Diese Differenz wird als δr bezeichnet. Die Länge des resultierenden Vektors beträgt r = 0,75, die Heimkomponente h = 0,33, die mittlere Winkelabweichung s = 41°. Zur Charakterisierung einer Stichprobe mit gegebener Heimrichtung genügt die Angabe von Länge und Richtung des resultierenden Vektors, da sich die Grössen h und s aus diesen beiden Werten berechnen.

Die bisher bekannt gewordenen Abflugdiagramme von Brieftauben lassen sich, soweit sie nicht eine Zufallsverteilung aufweisen, im allgemeinen als Stichproben aus zirkulär normalen Verteilungen, d. h. aus Verteilungen mit *einem* Maximum und mit symmetrischer Streuung in dem beschriebenen Sinne auffassen. Nur unter dieser Voraussetzung ist die Berechnung einer mittleren Richtung und einer mittleren Winkelabweichung sinnvoll.

Sobald die Verteilung *asymmetrisch* (schief, skew) oder *mehrgipflig* (plurimodal) wird, verlieren diese Grössen ihren Sinn. Die in solchen Fällen brauchbaren statistischen Prüfverfahren sind teilweise noch nicht ausgearbeitet.

In den von uns begonnenen Untersuchungen soll geprüft werden, ob das Orientierungsverhalten von Brieftauben am Auflassort durch Geländefaktoren

beeinflusst werden kann oder nicht. In der Versuchsgruppe, aus der die folgenden Beispiele stammen, wurde der Einfluss von Seeuferlinien bzw. der offenen Seefläche geprüft, d.h. die Tauben wurden entweder auf der Mitte eines Sees aufgelassen oder am Seeufer in der Weise, dass die Heimrichtung quer über den See führte. Die Versuche wurden am Bodensee und am Zürichsee durchgeführt. Ein Geländeeinfluss trat dabei augenfällig in Erscheinung. Statistisch äusserte sich dies u.a. im *häufigen Auftreten von zweigipfligen oder von schiefen Kreisverteilungen.*

1. Zweigipflige Verteilungen

Zweigipflige Verteilungen traten bei zwei verschiedenen Versuchsanordnungen auf:

— bei Auflassungen auf der Seemitte
— bei Auflassungen am Seeufer.

Als Beispiel einer zweigipfligen Verteilung auf der Seemitte sei die Auflassung Nr. 3/1967 beschrieben (Abb. 2)[1]:

Seeauflassung Nr. 3/67: 3. April 1967, 13.30—15.30 Uhr, Bodensee—Bettwiesen, 33 km, Az. 247°.

Auflassort: Mitte des Bodensees auf der Linie Romanshorn—Friedrichshafen, je 5—6 km vom deutschen und vom schweizerischen Ufer entfernt, vom stillstehenden Motorboot aus.

Versuchstauben: 34 ein- bis zweijährige Tauben aus dem Schlag von A. Hollenstein in Bettwiesen TG, trainiert auf Kurzstrecken bis 50 km aus SW.

Wetter: Schön, über dem See dunstig, aber beide Seeufer gut sichtbar, das deutsche Ufer besonnt, das schweizerische im Gegenlicht. Temp. 7°, Wind 3 m/sec aus NE.

Flugrichtungen: Das Verschwindediagramm zeigt eine klare Bevorzugung der zwei Richtungen, in denen die nächsten Uferpartien auf deutscher und auf schweizerischer Seite liegen. Dass die beiden Gipfel gerade gleich hoch ausfallen (16 gemessene Verschwindepunkte Richtung Deutschland, 17 Richtung Schweiz) ist sicher zufällig. Die nach 20, 40 und 60 Sekunden aufgenommenen Diagramme zeigen vorerst eine klare Bevorzugung des besser sichtbaren deutschen Ufers.

[1] Der angegebene Massstab bezieht sich nur auf die Uferlinien des Sees und soll dazu dienen, den Verlauf des Ufers relativ zum Auflassplatz darzustellen. In der Regel verliert man die Tauben spätestens zwischen 2 und 3 km aus der Sicht. Der für das 40-Sekunden-Diagramm gezeichnete Kreis hat im verwendeten Massstab einen Radius von 1 km, der 120-Sekunden- bzw. Verschwindekreis einen solchen von 1,5 km. In Wirklichkeit befanden sich die Tauben bei 40 oder 120 Sekunden in ganz verschiedenen Entfernungen vom Auflassplatz. Insbesondere entsprechen z.B. in Abb. 3, 4 und 5 die auf der Seeseite liegenden Werte keinesfalls Tauben, die sich so weit über dem Wasser befanden, sondern meistens solchen, die zwischen Auflassort und See oder ganz nahe über dem See von der einen zu der andern Uferrichtung hinüber wechselten, was sehr oft vorkam. Nur im Verschwindediagramm (Abb. 3, äusserer Kreis) dürfen Punkte in der Wasserfläche als Seeüberfliegung gewertet werden.

Erst in der zweiten Minute nach der Auflassung erhält das schweizerische Ufer mehr und mehr Zuzug. Wegen des Schaukelns des Bootes wurden die Tauben verhältnismässig früh aus der Sicht verloren (mittlere Sichtzeit 2,75 Min). Es ist wahrscheinlich, dass nicht alle Tauben, die in Richtung Deutschland verschwan-

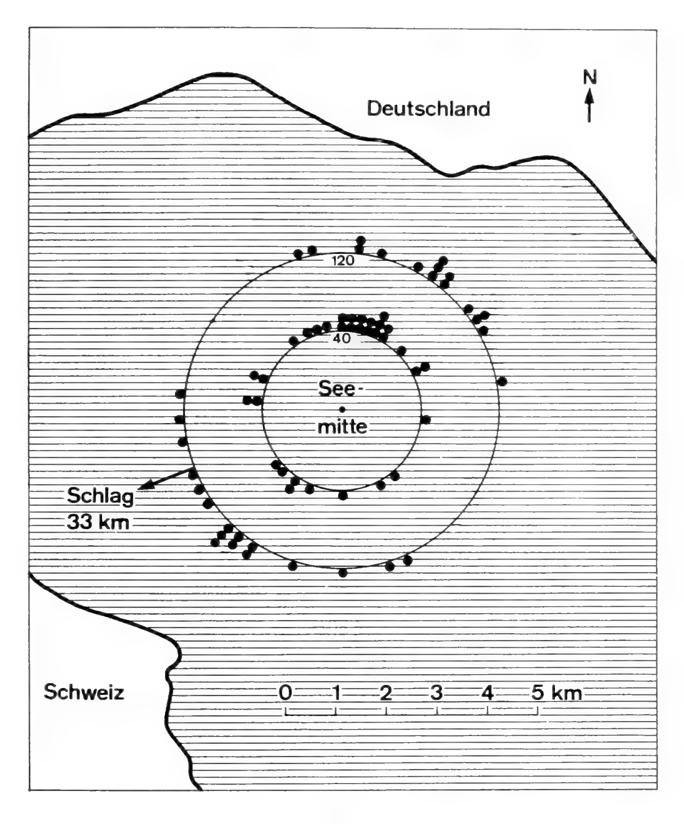


ABB. 2.

Auflassung Nr. 3/67 bei 40 und 120 Sekunden. Das 120-Sekunden-Diagramm zeigt eine klare Zweisektorenverteilung in den beiden Uferrichtungen.

den, auch wirklich zum deutschen Ufer flogen, sondern dass eine Verteilung nach 4 oder 5 Minuten, wenn eine solche hätte aufgenommen werden können, einen höheren Gipfel auf der Schweizerseite aufgewiesen hätte. Dies wird durch die Tatsache bestätigt, dass auch unter den nach Norden verschwundenen Tieren sehr gute Flugzeiten vorkamen (kürzeste 30 Minuten). Im Mittel ist aber die Flugzeit der nach Norden verschwundenen Vögel (122 Min.) wesentlich länger als diejenige der nach Süden verschwundenen (88 Min.)

Eine Umfliegung des Bodensees in östlicher oder westlicher Richtung bedeutet eine Vergrösserung der Heimflugstrecke auf mehr als das Doppelte.

Es wäre denkbar, dass die beiden Gruppen „ Nord “ und „ Süd “ zwei verschiedene Teilkollektive innerhalb des Versuchskollektivs darstellten, z.B. trainierte und untrainierte, Tiere mit Brut und ohne Brut usw. Eine Prüfung dieser Frage zeigt jedoch, dass Tauben beiderlei Geschlechts und jeden Alters und Trainingszustandes, für sich allein genommen, ebenfalls eine Zweisektorenverteilung Nord-Süd ergeben. Es darf daher angenommen werden, dass die Verteilung wirklich durch die besonderen topographischen Bedingungen dieser Auflassung verursacht war. Mehrere weitere Seeauflassungen, über die an anderer Stelle ausführlich berichtet werden soll, bestätigen diesen Befund.

Das Gegenstück zu den Auflassungen auf der Seefläche liefern die Auflassungen am Seeufer, welche ebenfalls zu zweigipfligen Verteilungen führen können. Als Beispiel sei die Auflassung Nr. 24/67 beschrieben (Abb. 3).

Auflassung Nr. 24/67: 28. Juni 1967, 11.37—14.18 Uhr, Langenargen—Aarau, 110 km, Az. 260°.

Auflassort: Langenargen am Nordufer des Bodensees, Turmterrasse des Schlosses Montfort unmittelbar am See. Die Heimrichtung führt ziemlich genau rechtwinklig zur Uferlinie über den 11 km breiten See.

Versuchstauben: 19 einjährige Tauben aus dem Schlag M. Zimmermann in Aarau, trainiert aus SW bis Morges (150 km), also in der entgegengesetzten Richtung.

Wetter: Gleichmässig bedeckt, Untergrenze der Wolkendecke auf ca. 2000 m. Sonne dauernd unsichtbar, nur bei dem zweitletzten Abflug sichtbar. Jedoch gute Fernsicht: das Schweizerufer (11 km) und das Säntismassiv (40 km) sind gut sichtbar. Temp. 22°, windstill.

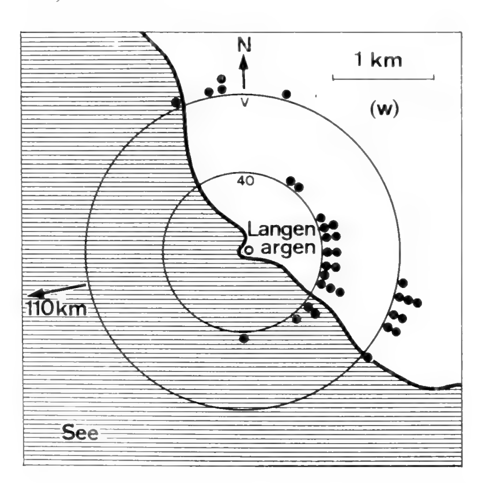


ABB. 3.

Auflassung Nr. 24/67. Einsektorenverteilung bei 40 Sekunden, Zweisektorenverteilung in den beiden Uferrichtungen im Verschwindediagramm (v).

Flugrichtungen: Das Verschwindediagramm zeigt eine Zweisektorenverteilung, wobei sich die beiden Sektoren landwärts an die beiden Uferlinien anlegen. Der nordwestliche Sektor umfasst 6 Verschwinderichtungen und ist 40° breit, der südöstliche umfasst 12 Verschwinderichtungen und ist 30° breit. Keine

einzige Taube verschwand quer über den See. Die Tiere suchten oft lange hin und her in den beiden Uferrichtungen und landeinwärts. Keine wagte sich weit über den See hinaus. Es ist aber bemerkenswert, dass trotz der nordwestlichen Trainingsrichtung keine einzige Taube landeinwärts verschwand.

Sichtzeiten: Die Sichtzeiten lagen zwischen 2,33 Min. und 15 Min. (Mittel 6,60 Min !). Sie waren also aussergewöhnlich lang. Dies hängt höchst wahrscheinlich mit dem bedeckten Himmel zusammen.

Heimflugzeiten: 12 Tauben kehrten am Auflasstag, 6 am folgenden Tag in den Schlag zurück. Die Flugzeiten der am ersten Tag zurückgekehrten Tauben lagen zwischen 175 Min. (628 m/Min.) und 272 Min. (404 m/Min.), das Mittel betrug 214 Min. (514 m/Min.). Die Heimkehrleistung war also verhältnismässig schlecht.

Ergebnisse:

a) Der Bodensee wirkte als vollständige Barriere auf die Abflugrichtung.

b) Die Sichtzeiten waren (infolge des bedeckten Himmels oder des Sees oder von beidem ?) ausserordentlich lang.

c) Trotz dem vollständig bedeckten Himmel zeigten die Verschwinderichtungen keine Zufallsverteilung, auch nicht innerhalb des landseitigen Halbkreises.

Auch diese Auflassung zeigt klar eine topographisch bedingte zweigipflige Verteilung. Sie kam dadurch zustande, dass auf der einen Seite der See als vollständige Barriere wirkte. Dies allein hätte zu einer gleichmässigen Verteilung innerhalb des landseitigen Halbkreises führen können. Dass dies nicht so ist, deutet darauf hin, dass trotz der fehlenden Sonnensicht ein Fernnavigationssystem wirksam war.

Zahlreiche weitere Uferauflassungen ergaben analoge zweigipflige Verteilungsmuster.

2. Schiefe Verteilungen

Nach diesen beiden Beispielen von Auflassungen mit zweigipfligen Verteilungsmustern seien nun noch zwei Fälle von schiefen Verteilungen besprochen.

Auflassung Nr. 11/67: 11. April 1967, 14.50—17.03 Uhr, Friedrichshafen—Thalwil, 80 km, Az. 242° (Abb. 4).

Auflassort: Dach eines elfstöckigen Hochhauses in Friedrichshafen, 250 m vom Seeufer entfernt. Die Heimrichtung führte schräg über den See.

Die Versuchstauben: 23 ein- bis anderthalbjährige Tauben aus dem Schlag U. Frei in Thalwil. Alle waren vorher nur bis 12 km aus Richtung N und NE geflogen. Es handelte sich also in diesem Falle um ein sehr homogenes Kollektivum.

Wetter: Schönwettertag, aber zunehmende Bewölkung und Gewitterstimmung. Gegen Ende der Auflassung schwarze Wolkenwand über dem Schweizerufer mit vereinzelten Blitzen. Sicht gut, besonders gegen Osten zu ca. 40 km. Sonne immer sichtbar. Temp. 18°, Wind 1-2,5 m/sec aus SE.

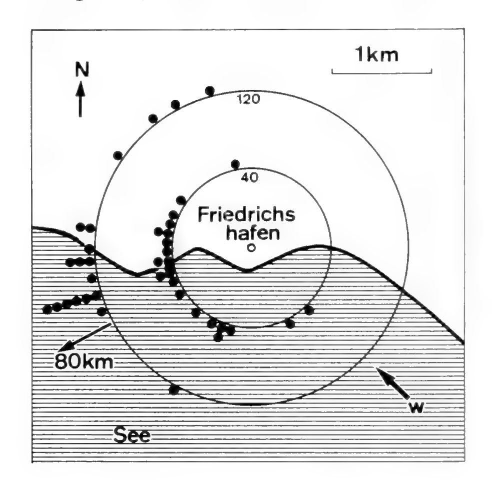


Abb. 4.

Auflassung Nr. 11/67 bei 40 und 120 Sekunden. Das 120-Sekunden-Diagramm zeigt eine stark schiefe Einsektorenverteilung in der westlichen Uferrichtung.

Flugrichtungen: Schon das 40-Sekunden-Diagramm zeigt eine klare Einsektorenverteilung, welche einseitig um die Heimrichtung streut. Im 120-Sekunden-Diagramm ist der ganze „ besetzte " Sektor auf die Landseite der Heimrichtung verlegt, was sich im Verschwindediagramm nicht mehr wesentlich verändert. Es weisen jedoch drei statt nur einer Richtung über den See. Die grösste Dichte der Abflugrichtungen verläuft, vom Auflassort aus gesehen, genau in der Seeuferrichtung. Hinter der 1,3 km westlich vom Auflassort gelegenen Landzunge waren die Tauben meist schon aus der Sicht verschwunden. Falls sie weiterhin dem Seeufer folgten, was anzunehmen ist, so musste dies eine weitere Einengung des Sektors mit noch betonterer Asymmetrie zur Folge haben.

Batschelet 1965 (S. 14) gibt eine mathematische Methode an, um ein *Mass der Schiefe einer Kreisverteilung* zu berechnen. Es bedarf dazu ausser der aus den Winkeln αi berechneten Länge r und Richtung αr des mittleren Vektors noch der Richtung αr_2 und des Betrages r_2 des mittleren Vektors aus den doppelt genommenen Winkeln $2\alpha i$. Der die Schiefe der Verteilung charakterisierende Wert g berechnet sich dann nach der Formel $g = 2 \sin (2\alpha r - \alpha r_2)$. Der Wert g ist unabhängig von der gewählten Nullrichtung. Er hat den Wert Null für eine symmetrische Verteilung und bleibt auch für extrem schiefe Verteilungen kleiner als 1. Er hat positives oder negatives Vorzeichen, je nachdem ob der steilere Abfall der Verteilungskurve links oder rechts vom Gipfel liegt. Leider ist noch keine Methode ausgearbeitet, um die Signifikanz der Schiefe einer Verteilung zu prüfen. Der für unser Beispiel berechnete Wert g = 0,45 entspricht jedoch schon einer ganz beträchtlichen Schiefe.

Sichtzeiten: Die Sichtzeiten waren mit einem Durchschnitt von 4,95 Min. relativ lang. Sie wurden jedoch im Laufe der Auflassung trotz der Wetterverschlechterung kürzer.

Heimflugzeiten: Nur 5 von den insgesamt 30 aufgelassenen Tauben kehrten noch am gleichen Tag in den Schlag zurück, was aber bei der vorgerückten Tageszeit und dem aufkommenden Unwetter nicht verwundert. Unter den 5 befanden sich die 3, welche in Seerichtung verschwunden waren. Diese haben sehr wahrscheinlich trotz dem heranziehenden Schlechtwetter den See überflogen.

Auflassung Nr. 14/67: 14. April 1967, 12.45—16.13 Uhr, Friedrichshafen—Bettwiesen (TG), 39 km, Az. 242° (Abb. 5).

Auflassort und *Heimrichtung* wie bei Auflassung Nr. 11/67.

Versuchstauben: 19 zwei- bis dreijährige erfahrene Reisetauben aus dem Schlag A. Hollenstein in Bettwiesen. Die meisten von ihnen hatten schon an ein oder zwei früheren Versuchsauflassungen am oder auf dem Bodensee teilgenommen, so dass sie den See sicher nicht zum erstenmal sahen.

Wetter: Tief hängender Hochnebel, darunter sehr dunstig mit einer Sichtweite von höchstens 5 km. Sonne oder Sonnenort jedoch meist erkennbar. Temp. 14°. Wind zeitweise bis 10 m/sec aus NE.

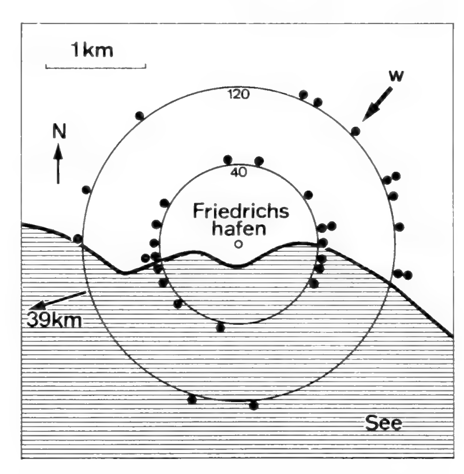


ABB. 5.

Auflassung Nr. 14/67 bei 40 und 120 Sekunden. Das 40-Sekunden-Diagramm zeigt eine Zweisektorenverteilung in den beiden Uferrichtungen, das 120-Sekunden-Diagramm eine schiefe Verteilung im landseitigen Halbkreis.

Flugrichtungen: Das 20-Sekunden-Diagramm zeigt eine einseitige Verteilung gegen den See, wobei vermutlich der Rückenwind eine Rolle spielte. Das 40-Sekunden-Diagramm zeigt eine fast völlig entleerte Seeseite und eine Bevorzugung der beiden Uferrichtungen (Zweisektoren-Diagramm). In der Folge erhält die östliche (schlechtere!) Uferrichtung immer mehr Zuzug, so dass eine einseitige Halbkreisverteilung entsteht.

Der für die Schiefe der Verteilung charakteristische Wert berechnet sich hier zu g = —0,126. Die Schiefe ist also geringer als bei der Auflassung Nr. 11/67 und hat entgegengesetztes Vorzeichen.

Es ist schwer verständlich, warum hier trotz Gegenwind die schlechtere Uferrichtung so klar bevorzugt wurde.

Sichtzeiten: Wegen des starken Dunstes wurden die Tauben verhältnismässig schnell aus der Sicht verloren: die mittlere Sichtzeit betrug 3,25 Min.

Heimflugzeiten: Am Abend des Auflasstages waren trotz der sehr schlechten Sicht 17 von den 19 Tauben im Schlag. Die kürzeste Flugzeit betrug für die 38 km lange Strecke 53 Min.

Ergebnisse

Obschon statistische Prüfmethoden für mehrgipflige und schiefe Kreisverteilungen nicht zur Verfügung stehen, zeigen die beobachteten Verteilungen doch mit aller Deutlichkeit, dass Geländeeinflüsse bei der Anfangsorientierung am Auflassort eine erhebliche Rolle spielen können. Sowohl die zweigipfligen wie die schiefen Verteilungen, wie sie auch noch bei zahlreichen weiteren Auflassungen beobachtet wurden, lassen sich als Auswirkungen der Seefläche zwanglos erklären:

1. Die Brieftauben meiden nach Möglichkeit die offene Wasserfläche. Bei Auflassungen am Ufer folgen sie, wenn die Heimrichtung über das Wasser führt, vorzugsweise den Uferlinien. Von den 47 Tauben, die wir in den drei beschriebenen Uferauflassungen fliegen liessen und deren Heimrichtung über den See führte, verschwanden nur 3 in einer über den See führenden Richtung.
2. Bei Auflassungen von der Mitte der Seefläche schlagen die Tauben mehr oder weniger unabhängig von der Heimrichtung diejenigen Richtungen ein, welche sie am schnellsten ans Land bringen.

LITERATUR

BATSCHELET, E., 1965. *Statistical Methods for the Analysis of Problems in Animal Orientation and certain Biological Rhythms.* American Institut of Biological Sciences.

SCHMIDT-KÖNIG, K., 1961. *Die Sonne als Kompass im Heimorientierungssystem der Brieftaube.* Z. Tierpsychol. 18, 221-246.

N° 38. **A. Meylan.** — Formules chromosomiques de quelques petits mammifères nord-américains. (Avec deux figures et un tableau) [1]

Station fédérale d'essais agricoles, Domaine de Changins, 1260 Nyon.

Dans le cadre de recherches entreprises au cours d'un stage d'une année au Canada, j'ai eu l'occasion de capturer ou de me procurer dans ce pays des petits mammifères appartenant à douze espèces dont les caryotypes n'étaient pas connus. Utilisant la technique que j'ai décrite dans un récent travail (Meylan, 1967*a*), j'ai pu étudier les formules chromosomiques de ces animaux. Tous les petits mammifères réunis pour ces recherches ont été déposés au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

Le tableau 1 résume l'ensemble des données originales mentionnant les nombres diploïdes (**2N**) et les nombres fondamentaux (**NF**) des espèces analysées.

Tableau 1

Liste des nombres diploïdes (**2N**) *et des nombres fondamentaux* (**NF**) *de quelques petits mammifères nord-américains.*

	2N	NF	
Insectivora: Talpidae			
Condylura cristata (L.)	34	68	sous presse
Insectivora: Soricidae			
Sorex cinereus Kerr	66	70	sous presse
Sorex fumeus Miller	66	98	sous presse
Sorex arcticus Kerr	♂ 29, ♀ 28	38	sous presse
Microsorex hoyi (Baird)	62 ?	72 ?	sous presse
Blarina brevicauda (Say)	(48)-49-50	52	1967a
	(système polymorphe robertsonien)		
Carnivora: Mustelidae			
Mustela erminea cicognanii Bonaparte . . .	44	68	1967b
Rodentia: Muridae			
Neotoma cinerea (Ord)	54	62	
Microtus chrotorrhinus (Miller)	60	64	1967c
Rodentia: Dipodidae			
Zapus hudsonius (Zimmermann)	72	82	
Zapus princeps Allen	♂ 72, ♀ 71 ?	82 ?	
Napaeozapus insignis (Miller)	70 ou 72	?	

---

[1] Travail financé par une bourse du Conseil des Arts du Canada et réalisé dans les laboratoires de la Section de Cytologie et de Génétique (Directeur, Dr S.G. Smith), Institut de Recherches en Pathologie des Insectes, Ministère des Forêts et du Développement rural, Sault-Sainte-Marie Ontario, Canada.

J'ai déjà décrit les caryotypes de trois espèces (Meylan, 1967*a*, *b* et *c*) et je consacrerai une prochaine publication aux formules chromosomiques des Insectivores. Dans la présente note figurent les résultats se rapportant à quatre espèces de Rongeurs.

Famille des Muridae, Sous-famille des Cricetinae

Neotoma cinerea (Ord)

Matériel: 1 ♂ juv. piégé le 27.7.67 près de Lumby, Colombie britannique.

Observations: Dans les préparations de rate, j'ai relevé plusieurs métaphases diploïdes montrant toutes 54 chromosomes. L'une d'elles a été sélectionnée pour l'établissement du caryogramme de la figure 1.

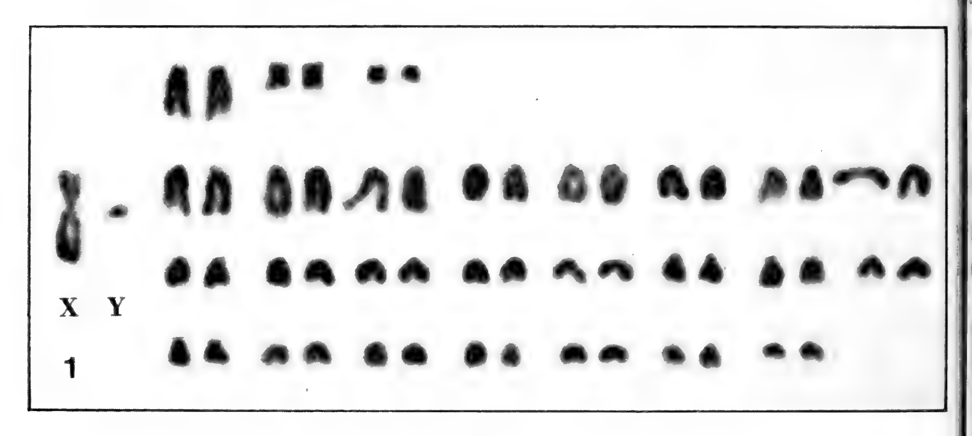


Fig. 1
Caryogramme de N*eotoma cinerea* (Ord) ♂. × 2500

Le chromosome sexuel **X** est le plus grand des éléments et il se reconnaît facilement dans toutes les cinèses par sa nature submétacentrique, le rapport des bras étant approximativement de 2/3. Le choix de l'**Y** est alors arbitraire. Dans la sériation présentée, j'ai isolé le plus petit élément acrocentrique. Trois paires autosomiques sont nettement distinctes et ont été placées au début du caryogramme. La première est formée de grands éléments caractérisés par une position distale du centromère. Les deux chromatides constituant le bras court de ces autosomes sont cependant toujours visibles. Les éléments des deux autres couples sont de petits métacentriques, reconnaissables par leurs dimensions. Toutes les autres autosomes possèdent un centromère subterminal et ils peuvent être séparés en deux groupes. Le premier comprend trois paires d'éléments de grande

taille et le second, le solde des acrocentriques dont les longueurs diminuent régulièrement. Ils ont été appariés de la manière la plus satisfaisante.

Le chromosome sexuel **X** et les éléments de trois paires autosomiques ayant deux bras distincts, le nombre fondamental — compté pour le caryotype femelle — est égal à 62 chez *N. cinerea.*

Discussion: Une seule espèce appartenant au genre *Neotoma* Say et Ord a été précédemment étudiée. CROSS (1931), puis MATTHEY (1953) ont décrit chez *N. floridana* Ord 52 chromosomes; mais les techniques utilisées alors par ces cytologistes ne permettaient pas une analyse précise de la morphologie des éléments. Pour MATTHEY, l'**X** ainsi que trois paires autosomiques sont méta- ou submétacentriques, les autres éléments semblant acrocentriques. Même si une comparaison détaillée des caryotypes de *N. floridana* et de *N. cinerea* n'est pas possible, il ressort que ces deux espèces se distinguent non seulement par des nombres diploïdes différents, mais encore par la morphologie de certains autosomes.

FAMILLE DES DIPODIDAE, SOUS-FAMILLE DES ZAPODINAE

Zapus hudsonius (Zimmermann)

Matériel: 1 ♂ sub.-ad. capturé le 8.6.67 près de la station de « Red Rock Lake» dans le « Whiteshell Provincial Park », Manitoba, et fixé le 10.8.67. Cet animal m'a été remis par le D^r^. C.H. Buckner que je tiens à remercier.

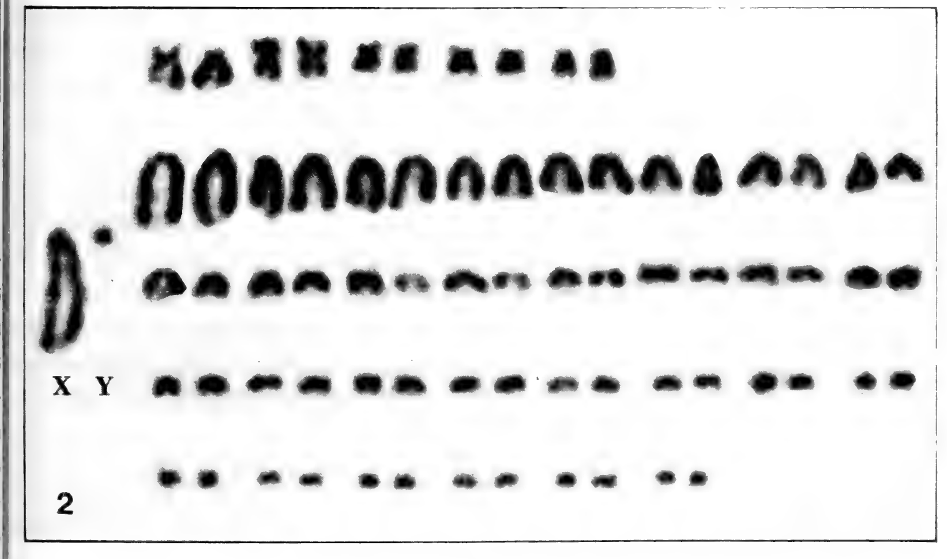


FIG. 2
Caryogramme de *Zapus hudsonius* (Zimmermann) ♂. × 2500

Observations : Seules les préparations de rate ont fourni d'abondantes cinèses celles de testicules n'ont montré que de rares divisions diploïdes, mais aucun activité méïotique. L'examen de nombreuses métaphases a été nécessaire pou établir avec certitude le nombre et la morphologie des chromosomes. *Z. hudsonius* est caractérisé par un nombre diploïde de 72.

Le caryogramme de la figure 2 illustre les caractéristiques chromosomique de cette espèce. Dans toutes les cinèses, le chromosome sexuel **X** acrocentriqu se reconnaît immédiatement par sa très grande taille, supérieure d'un tiers enviro à celle des plus grands autosomes. L' **Y** ne pouvant être choisi qu'arbitrairemen j'ai sélectionné un petit acrocentrique. Parmi les 70 autosomes, 10 seulement, d taille moyenne à petite, possèdent un centromère intercalaire. Je les ai placés e tête de sériation. Les paires 1, 4 et 5 sont formées de submétacentriques, les couple 2 et 3, de métacentriques. Tous les autres autosomes sont acrocentriques et il forment une série d'éléments dont les longueurs décroissent rapidement, si bie que les derniers peuvent être qualifiés de microchromosomes.

Le nombre fondamental est de 82 chez *Z. hudsonius.*

Zapus princeps Allen

Matériel : 4 ♂♂ et 2 ♀♀ piégés du 19.7 au 22.7.1967 au voisinage du « Environmental Sciences Centre » de Kananaskis sur le versant est des Montagne Rocheuses, Alberta.

Observations : Chez trois ♂♂ seulement, le nombre diploïde de 72 a pu êtr défini avec précision sur la base de métaphases spléniques. Le nombre chromosomique caractérisant le quatrième ♂ n'a pu être établi avec certitude, 72 étan cependant le plus vraisemblable. Aucun ♂ ne montrait d'activité spermatogénétique

Si je n'ai jamais trouvé de figure d'une qualité suffisante pour qu'il ne subsist aucun doute sur la morphologie des 72 éléments, les métaphases observée montrent une très grande analogie avec celles étudiées chez *Z. hudsonius* Il est même probable que les caryotypes mâles de ces deux espèces soient semblables. Le chromosome sexuel **X** a exactement la même structure et, parmi le autosomes acrocentriques, il est aussi possible de reconnaître des éléments submétaet métacentriques s'ordonnant de la même manière. Bien qu'un doute subsist quant à l'existence d'une cinquième paire de petits submétacentriques, l'analogi des caryotypes est si grande que l'on peut admettre pour *Z. princeps* un nombr fondamental de 82.

Dans les préparations de rate et d'ovaires des deux ♀♀, je n'ai observé qu'un très petit nombre de métaphases diploïdes. Si le nombre chromosomique n'a pu être défini avec certitude, le plus fréquent étant 71, toutes les figures montrent un unique grand chromosome **X** acrocentrique. Si ces données devaient se vérifier lors de l'étude d'un plus abondant matériel, *Z. princeps* serait doté d'un mécanisme

particulier de détermination du sexe, type **X-Y** chez les ♂♂ et **X-O** chez les ♀♀, ou d'un système plus complexe encore. Le cas serait alors comparable à celui mis en évidence par MATTHEY (1965) chez *Acomys selousi* de Winton.

Napaeozapus insignis (Miller)

Matériel : 1 ♂ ad. capturé le 28.6 67 près du « Wildlife Research Centre » du lac Sasajewun dans le Parc provincial de l'Algonquin, Ontario.

Observations : Les métaphases diploïdes notées dans les préparations de rate ne permettent pas de dire si cette espèce est caractérisée par 70 ou 72 chromosomes. Il subsiste toujours de légers doutes dûs à la juxtaposition ou à la superposition de petits éléments. Les préparations de testicules n'ont montré qu'une faible activité spermatogénétique et n'ont pas fourni de figures analysables.

Comme chez les deux espèces précédentes, il est facile de reconnaître dans les divisions diploïdes un très grand chromosome sexuel **X** acrocentrique. La morphologie des autosomes n'a pu être précisée, les éléments étant le plus souvent très contractés. Il est cependant évident que *N. insignis* est caractérisé par un caryotype très voisin de ceux de *Z. hudsonius* et de *Z. princeps.*

Discussion : Les formules chromosomiques étudiées chez *Zapus hudsonius, Z. princeps* et *Napaeozapus insignis* sont très différentes de celles qui ont été décrites chez d'autres représentants de la famille des Dipodidæ.

Deux espèces de la sous-famille des Dipodinæ ont été analysées par MATTHEY. En 1956, cet auteur a montré que *Allactaga williamsi* Thomas est doté de 48 chromosomes avec un nombre fondamental élevé, les éléments étant presque tous méta- ou submétacentriques. *Jaculus jaculus* (L.) est probablement caractérisé par un nombre diploïde de 48 (inédit, communication personnelle).

Dans la sous-famille des Sicistinæ, les formules chromosomiques de deux espèces sont connues. *Sicista betulina* Pallas possède 32 chromosomes avec un nombre fondamental de 64 (WALKNOWSKA, 1960) et *S. subtilis* Pallas est doté du même nombre diploïde (JOHANSEN, 1959, communiqué par MATTHEY).

Ces quelques résultats relatifs à la famille des Dipodidæ montrent que, si les caryotypes sont très voisins entre les représentants d'une même sous-famille, ils diffèrent alors très nettement entre les sous-familles. Les données cytologiques confirment les divisions des systématiciens et témoignent d'une évolution chromosomique complexe dans ce groupe de Rongeurs.

RÉSUMÉ

Les formules chromosomiques de douze espèces de petits mammifères nord-américains ont été établies (Tableau 1). Les caryotypes de *Neotoma cinerea*

(Ord), *Zapus hudsonius* (Zimmermann), *Z. princeps* Allen et *Napaeozapus insigni*
(Miller) sont décrits.

SUMMARY

The chromosome complements of twelve North American small mammal species have been determined (Table 1). The karyotypes of *Neotoma cinerea* (Ord) *Zapus hudsonius* (Zimmermann), *Z. princeps* Allen and *Napaeozapus insigni* (Miller) are depicted.

BIBLIOGRAPHIE

CROSS, J. C. 1931. *A comparative study of the chromosomes of rodents.* J. Morph. anc Physiol., 52: 373-401.

MATTHEY, R. 1953. *Les chromosomes des Muridæ.* Rev. suisse Zool., 60: 225-283.

— 1956. *Nouveaux apports à la cytologie comparée des rongeurs.* Chromosoma 7: 670-692.

— 1965. *Le problème de la détermination du sexe chez Acomys selousi de Winton Cytogénétique du genre Acomys (Rodentia-Murinae).* Rev. suisse Zool. 72: 119-144.

MEYLAN, A. 1967a. *Formules chromosomiques et polymorphisme robertsonien chez Blarin brevicauda (Say) (Mammalia : Insectivora).* Can. J. Zool., 45: 1119-112

— 1967b. *Les chromosomes de Mustela erminea cicognanii Bonaparte (Mammalia Carnivora).* Can. J. Genet. Cytol., 9: 569-574.

— 1967c. *Karyotype and giant sex chromosomes of Microtus chrotorrhinus (Miller (Mammalia : Rodentia).* Can. J. Genet. Cytol., 9: 700-703.

WALKNOWSKA, J. 1960. *Les chromosomes chez Sicista betulina Pall.* Folia Biol., 8: 65-7(

Addenda: Au cours de l'impression de ce travail, les formules chromosc miques de deux autres *Neotoma* ont été décrites par HSU, T. C. et K. BENIRSCHK (*An Atlas of Mammalian Chromosomes*, Vol. 2. Springer-Verlag, New York, 1968) *N. albigula* Hartley **2N** = 52, **NF** = 62 et *N. micropus* Baird **2N** = 52, **NF**= 6(Les quatre espèces présentement étudiées sont caractérisées par des caryotype distincts.

N° 39. **Verena Uehlinger et Marie-Louise Beauchemin.** — L'œdème sous-cutané, œdema (œ), une maladie héréditaire de la pré- et post-métamorphose chez le batracien *Xenopus laevis*.[1] (Avec 8 figures et 2 tableaux.)

Station de Zoologie expérimentale, Université de Genève.

Parmi les quelques mutations connues chez les Batraciens, plusieurs d'entre-elles causent des défauts caractéristiques dans l'équilibre hydrique. Chez l'*Axolotl*, la mutation « f » (fluid imbalance, Humphrey 1948) se manifeste par l'accumulation de liquide dans les différentes cavités de l'embryon. Chez *Pleurodeles waltlii* les mutants « ac » (ascite caudale, Beetschen et Jayet 1965) sont caractérisés par un œdème localisé dans la queue. Chez *Xenopus laevis*, les mutants anucléolés (Elsdale, Fischberg et Smith 1958) présentent un grand nombre de vésicules œdémateuses sous-cutanées. Les mutations « yr » (yolky rectum, Reynaud et Uehlinger 1965) et « kt » (kinky tailtip, Uehlinger et Reynaud 1965) provoquent chacune un œdème caractéristique.

Toutes ces mutations s'expriment au cours du développement embryonnaire. Par contre, la mutation « œ » (œdema) que nous allons décrire, se manifeste plus tardivement dans la vie larvaire, avant et peu après la métamorphose. On connaît des cas d'œdèmes chez les anoures adultes. Ils sont non-héréditaires et dus, soit à une infection (Rees 1962), soit à l'injection d'extraits neurohypophysaires (Ewer 1952).

La mutation « œ » a été trouvée au cours de l'analyse génétique d'une série de Xenopus résultant de transplantations nucléaires. Cette analyse a été effectuée selon la méthode no 1 de Fischberg et Blackler (1963). Les stades de développement correspondent à la table normale de Nieuwkoop et Faber (1956).

Description de l'anomalie

L'anomalie est caractérisée par des œdèmes formés par l'accumulation de lymphe dans certains espaces sous-cutanés. L'expression de l'anomalie n'est pas constante, elle varie essentiellement en fonction de l'âge du mutant. Comme l'indiquent Nieuwkoop et Faber (1956), la peau larvaire consiste en un épithélium comprenant deux couches cellulaires, le périderme et la couche germinative. Une très mince couche de tissu conjonctif la sépare des tissus sous-jacents.

[1] Ce travail a été subventionné par le Fonds National Suisse de la Recherche Scientifique, n^os 3868 et 4411.

Au début de la métamorphose (stade 57), la peau commence également à se métamorphoser. Il en résulte la formation d'un épithélium plus épais, séparé des tissus sous-jacents par le derme dans lequel se creusent les sacs lymphatiques sous-cutanés. Cette métamorphose commence au niveau du tronc et se propage ensuite antérieurement et postérieurement sur tout l'individu. Selon le stade de développement de l'animal affecté, les œdèmes trouvent donc des territoires répondant différemment à l'accumulation de la lymphe. En effet, on peut distinguer un syndrome précoce prémétamorphique et un syndrome tardif qui se développe au cours de la métamorphose.

a) Syndrome précoce*: Durant la prémétamorphose, on observe d'une part un certain nombre d'œdèmes qui apparaissent invariablement dans le même ordre, et d'autre part quelques œdèmes supplémentaires très variables d'une larve à l'autre. La Fig. 1 montre schématiquement l'apparition successive des œdèmes constants. Le premier se développe dans la région du cœur (a). Ensuite apparaissent deux vésicules latérales au-dessous des yeux (b). La troisième région atteinte se situe sur les flancs au-dessus des membres postérieurs (c). A partir du stade 56, l'œdème gagne les membres mêmes, formant trois vésicules successives autour du fémur, du tibia et autour du pied (d). Peu avant la métamorphose, la poche des membres antérieurs enfle également.

Les œdèmes accessoires se développent surtout ventralement, soit intrapéritonéalement, soit en comprimant la membrane péritonéale contre les intestins. De petits œdèmes s'observent parfois dans la région anale et sur la partie antérieure des flancs. Jamais un œdème dorsal n'a été observé.

On trouve fréquemment de petites hémorragies situées en général sur les flancs, à la base des membres postérieurs, plus rarement à la base des membres antérieurs. En outre, du sang s'accumule parfois au fond des grosses vésicules œdémateuses.

Au moment où la larve affectée entre en métamorphose et réussit à survivre pendant quelques jours, les œdèmes larvaires disparaissent au fur et à mesure que le syndrome tardif se développe (e). Seules les vésicules œdémateuses des membres postérieurs persistent.

b) Syndrome tardif*: A l'exception d'une petite région crânienne, toute la peau de l'animal métamorphosé repose sur les sacs lymphatiques sous-cutanés, reliée aux muscles uniquement par les septa. Ces sacs lymphatiques enflent par l'accumulation de la lymphe; en premier le sac dorsal (f), ensuite les sacs ventraux (g) et finalement ceux des membres. Les œdèmes peuvent se développer jusqu'à déformer l'animal de telle façon qu'il ressemble à un ballon gonflé à l'extrême (h).

---

* Le syndrome précoce est illustré par les figures 3, 4, 5 et le syndrome tardif par les figures 6, 7, 8.

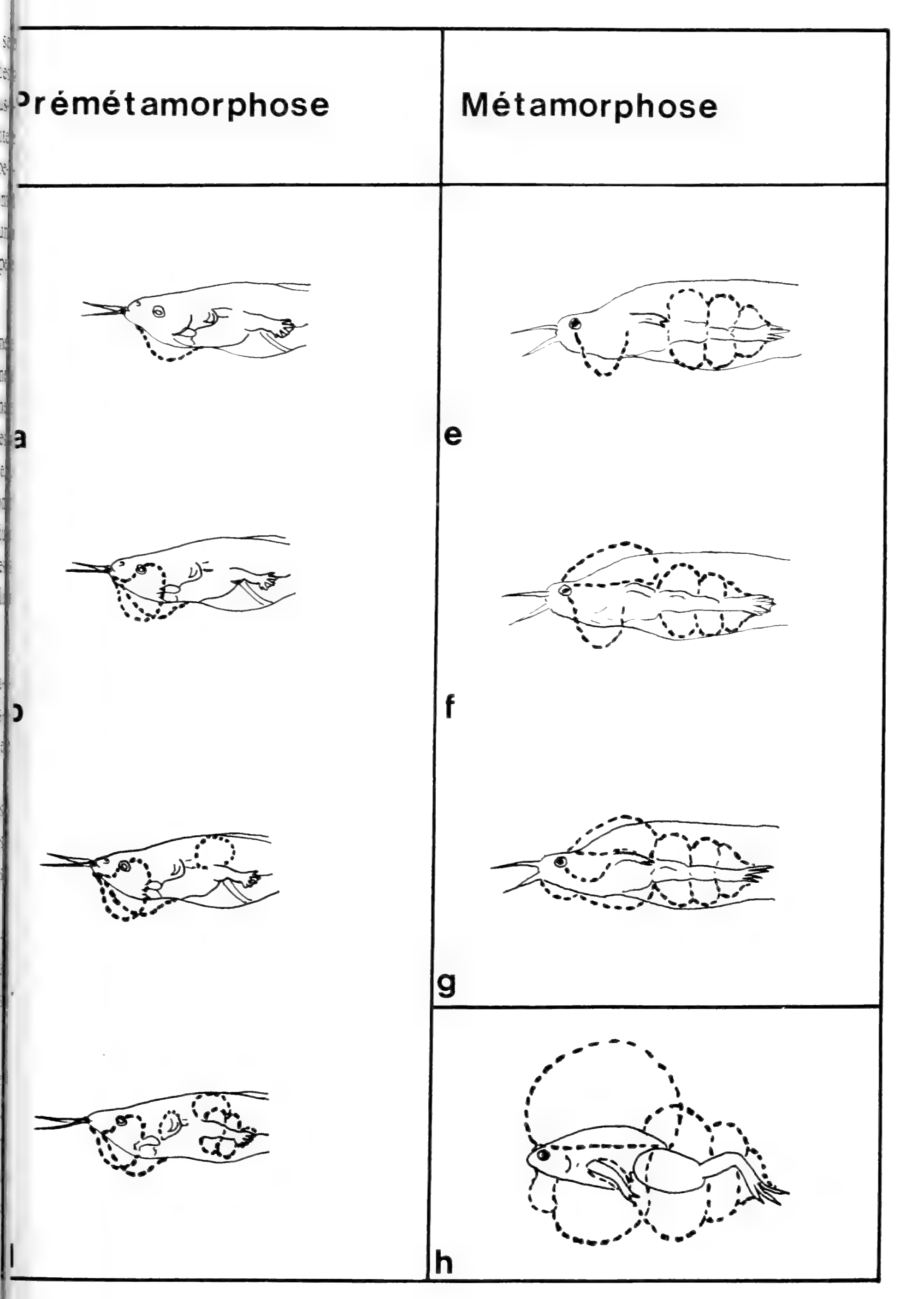


Fig. 1.

Schéma du développement des œdèmes.
a, b, c, d: syndrome précoce des stades larvaires.
e, f, g, h: syndrome tardif pendant et après la métamorphose.

En ce qui concerne l'apparition de la mutation, elle peut se manifester partir des stades 52-53, au moment où se forment les bourgeons des pattes pos térieures. Toutefois elle peut commencer à des stades plus tardifs, ou mêm se manifester seulement au cours des premières semaines après la métamorphose

La survie après le début de la maladie est très variable: 5-6 jours à quelque semaines, aussi bien chez les larves atteintes à un stade très jeune que chez le malades plus avancés. Chez les œdémateux post-métamorphiques la ponctio périodique semble allonger la survie, mais pour un temps limité. Aucun individu ayant montré le syndrome, n'a atteint l'âge adulte.

Tous les individus œdémateux qui survivent pendant au moins deux ou troi semaines après la métamorphose développent une mégalocardie caractéristique l'autopsie révèle une forte hypertrophie de l'oreillette gauche qui peut atteindr des dimensions telles qu'elle remplit la moitié de la cavité abdominale.

Origine de la mutation

Nous avons de nombreux élevages qui contiennent des larves œdémateuses Ce fait nous a d'abord fait croire qu'il s'agissait d'une maladie ou d'un effe des injections d'hormones gonadotropes administrées pour induire la ponte comme cela a été suggéré par Reichenbach-Klinke et Elkan (1965). Par l suite, il s'est avéré que les œdémateux ne se sont trouvés que parmi la descen dance de deux mâles, le mâle n° 5 (Oxf. 1 nucléole) et le mâle n° 63 (Oxf. 1 nu cléole). De ces deux mâles, sept différentes F_1 ont été soumises à l'analyse géné tique. Toutes ces familles ont produit des œdémateux tandis qu'aucune autr famille analysée n'a présenté cette anomalie (Tableau 1).

Les deux mâles n° 5 et n° 63 appartiennent à notre souche uninucléolée Un troisième individu, la femelle n° 56 (Oxf. 2 nucléoles) apparentée à cett souche, porte également la mutation « œ ». Ces trois porteurs proviennen d'un croisement, effectué à Oxford, entre une femelle uninucléolée (n° 00 Oxf. et un mâle d'origine inconnue. Comme la femelle n° 00 ne porte pas la muta tion « œ », nous ignorons l'origine de celle-ci. Elle pourrait avoir été intro duite soit par un animal sauvage importé d'Afrique, soit par un animal provenan d'un élevage de laboratoire.

Les familles qui avaient été soumises à l'analyse génétique, sont issues d'indi vidus obtenus par transplantation nucléaire. Comme cela avait été montré ave le marqueur nucléaire d'Oxford (Fischberg, Gurdon et Elsdale, 1958) le mutations portées par l'embryon donneur du noyau se retrouvent chez l'individu résultant de la transplantation. Parmi les individus énumérés dans le tableau n° 1 la femelle n° 71 (endo 32,5) porte la mutation « œ ». Dans ce cas, le père d l'embryon donneur du noyau était le mâle n° 63 (Oxf. 1 nucléole) lui-même por

teur de la mutation. Les autres transplants (♀ 75, ♀ 25/26, ♀ 41/42/43) descendant également des mâles porteurs, n'ont pas reçu la mutation.

Il en résulte que la mutation « œ » est transmise selon un mode héréditaire classique, malgré l'artifice de la transplantation nucléaire.

TABLEAU 1.

Apparition de mutants œdémateux dans différentes F_1 soumises à l'analyse génétique. Seuls les mâles n° 5 (Oxford, 1 nucléole) et n° 63 (Oxford, 1 nucléole) ont introduit la mutation. Les accolades désignent un même individu ou des clones isogénétiques.

Parents de la F_1			Nombre de croisements F_1 inter se	
Code n°	♀	♂	sans larves œdémateuses	avec larves œdémateuses
17.20	17 (endo 8)	20 (endo 9)	14	—
20.72	20 (Oxf. 2nu)	{ 72 (meso 22)	16	—
40.74	40 (Oxf. 2nu)	{ 74 (meso 22)	9	—
77.76	77 (Oxf. 1nu)	{ 76 (meso 22)	5	—
71.63	71 (endo 32.5)	63 (Oxf. 1nu)	5	6
77.60	{ 77 (endo 36.5)	60 (Oxf. 2nu)	11	—
77.63	{ id.	63 (Oxf. 1nu)	4	8
75.51	{ 75 (endo 37)	51 (Oxf. 2nu)	19	—
75.63	{ id.	63 (Oxf. 1nu)	3	2
25.5	{ 25 (endo 42)	5 (Oxf. 1nu)	4	3
26.5	{ 26 (endo 42)	id.	4	2
41.5	{ 41 (endo 46)	id.	6	9
43.5	{ 43 (endo 46)	id.	7	6
42.22	{ 42 (endo 46)	22 (Cape I 2nu)	11	—

MODE DE TRANSMISSION

La mutation « œ » suit un mode de transmission récessif. Le tableau 2 montre les résultats des croisements avec les mâles n° 5 et n° 63. Ces deux mâles qui avaient introduit la mutation dans leurs F_1 sont d'apparence parfaitement normale. Croisés avec des femelles génotypiquement normales, ils donnent une F_1 qui ne contient pas d'œdemateux (croisements n^os^ 45, 55, 67, 83 pour le mâle n° 5, et croisements n^os^ 34, 44, pour le mâle n° 63). Croisés avec une fille porteuse, ils donnent des descendants renfermant un certain pourcentage d'œdemateux (crt. n^os^ 125 et 57). Il en est de même pour les individus de la F_1 porteurs, phénotypiquement normaux: ceux-ci, avec des partenaires étrangers à la souche,

donnent des descendants normaux, et avec des frères et sœurs porteurs, des descendants œdemateux.

TABLEAU 2.

Descendance des mâles n° 5 (Oxford, 1 nucléole) et n° 63 (Oxford, 1 nucléole) porteurs de la mutation « æ ».

Croisement n°	♀	♂	Larves normales	Larves œdémateuses
45	41 (endo 46)	5 (Oxf. 1nu)	120	—
55	43 (endo 46)	id.	55	1 *)
67	25 (endo 42)	id.	62	—
83	26 (endo 42)	id.	65	—
125	25 F_1 (41 × 5)	id.	52	13
34	75 (endo 37)	63 (Oxf. 1nu)	48	—
44	77 (endo 36.5)	id.	83	—
57	71 (endo 32.5)	id.	85	23

*) *Il pourrait s'agir ici d'un accident chromosomique ou d'une phénocopie.*

Toutefois, cette mutation ne se comporte pas comme un simple facteur mendelien. En effet, si tel était le cas, 1 croisement sur 4 entre frères et sœurs F_1, prélevés au hasard, devrait fournir des mutants dans les familles où seulement l'un des parents est porteur (familles n^os^ 75.63, 77.63, 41.5, 43.5, 25.5, 26.5 du

FIG. 2.

Larve normale en voie de métamorphose.

FIG. 3.

Jeune larve où apparaît le premier œdème dans la région du cœur.

FIG. 4.

Larve avec l'anomalie plus avancée.

FIG. 5.

Larve du stade 57, juste avant la métamorphose, avec le syndrome précoce complet.

FIG. 6.

Larve en métamorphose (stade 63) où apparaît l'œdème dorsal.

FIG. 7.

2 semaines après la métamorphose avec le syndrome tardif développé.

FIG. 8.

10 semaines après la métamorphose, le syndrome tardif extrême.

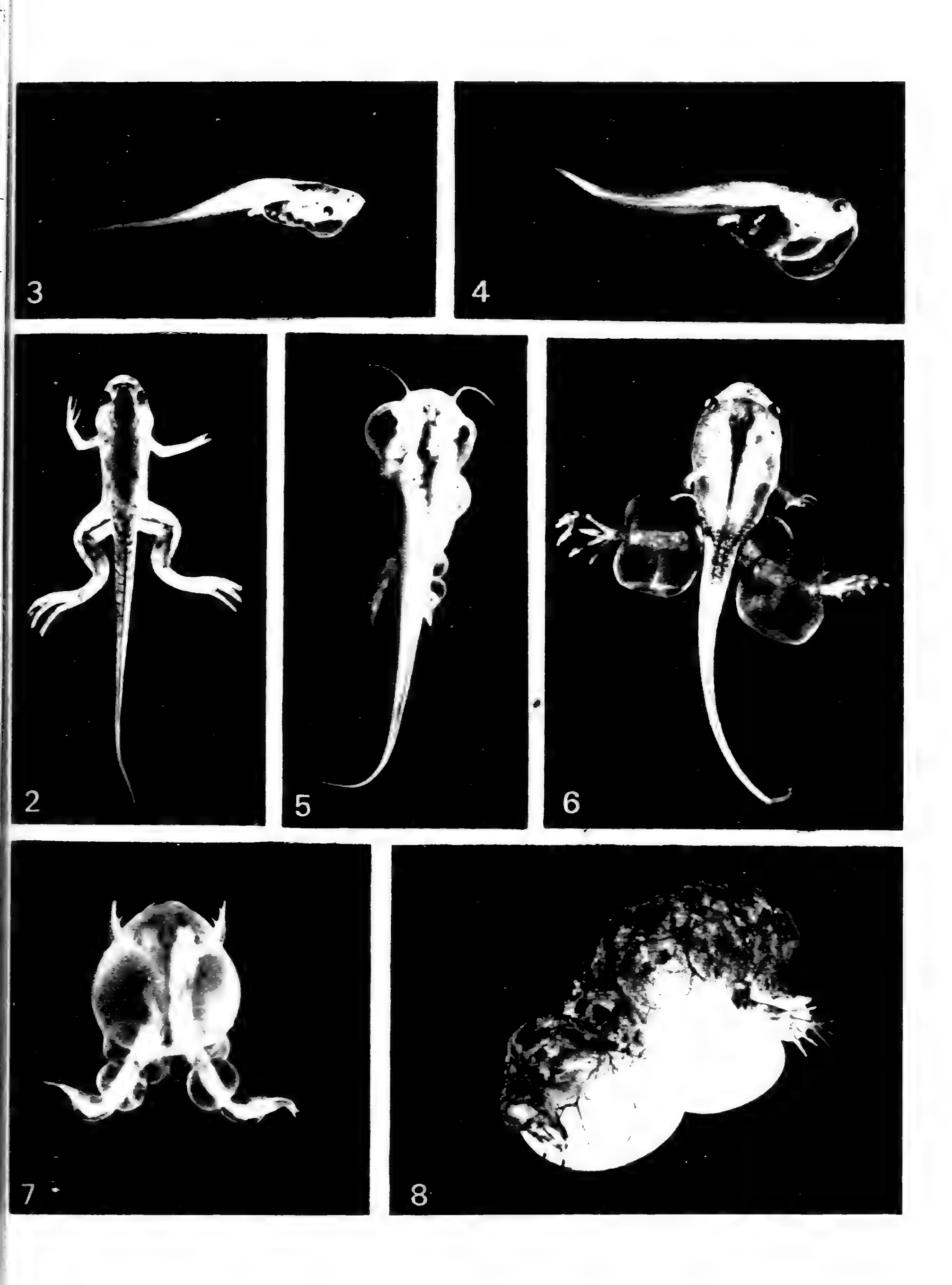

3
4
2
5
6
7
8

tableau n° 1). Contrairement à ces prévisions, nous avons trouvé parmi 58 croisements de F_1 *inter se* 30 croisements qui ont fourni des mutants. Ce nombre dépasse largement les limites du hasard et ne permet pas de prétendre que la moitié des F_1 est hétérozygote pour un simple facteur récessif.

Les fréquences de mutants à l'intérieur des élevages sont très variables. Le taux de mutation varie entre 6% et 27%, le plus fréquemment entre 12% et 20%. Dans un total de 29 croisements nous avons observé 354 larves œdémateuses parmi 2470 (14,3%). Cette valeur est certainement inférieure à la réalité, étant donné que certains mutants prémétamorphiques ont pu échapper à l'observation, ou sont morts avant la manifestation du syndrome. Par l'interférence avec d'autres mutations (« g » et « pd ») mieux connues, certaines larves atteintes ont peut-être également échappé à l'observation.

Par ailleurs, la mutation ne semble pas être 100% pénétrante. Dans nos élevages une certaine mortalité survient plus ou moins régulièrement après la métamorphose et rend difficile l'analyse exacte basée sur le taux de mortalité. En outre, il arrive que dans les élevages ayant montré des mutants, quelques métamorphosés d'aspect normal meurent, présentant la mégalocardie caractéristique des mutants. Nous n'avons cependant jamais observé d'adultes se comportant comme des homozygotes pour la mutation.

En conclusion, l'anomalie « œ » apparaît comme une mutation récessive, létale, qui toutefois n'entre pas dans le cadre d'un facteur mendelien simple.

Discussion

En 1965, Reichenbach-Klinke et Elkan ont décrit des larves et des jeunes métamorphosés de *Xenopus laevis* avec des œdèmes sous-cutanés caractéristiques (« hydrops »), montrant le même syndrome que notre mutation. Ces auteurs ont attribué cette anomalie aux injections d'hormones gonadotropes utilisées pour l'induction de la ponte. En effet, on observe fréquemment des œdèmes très variés dans les embryons qui se développent à partir d'œufs hypermatures. Nous avons observé régulièrement de ces embryons anormaux dans toutes les familles analysées. Par contre, les œdèmes des stades larvaires pré-métamorphiques et post-métamorphiques que nous venons de décrire comme mutation « œ », ne se rencontrent que dans certaines familles. Par ailleurs, dans d'autres laboratoires, malgré l'utilisation d'hormones gonadotropes, cette anomalie n'a pas été observée (Weber 1965). En outre, contrairement aux embryons issus d'œufs hypermatures qui présentent une grande variation dans les œdèmes, les larves mutantes œdemateuses montrent un syndrome constant qui ne varie qu'en fonction de l'âge du mutant. Malgré le fait que l'anomalie « œ » ne se comporte pas comme un facteur mendelien simple, elle se transmet comme une mutation récessive létale. L'origine de notre mutation n'étant pas connue il ne nous semble

pas impossible qu'il ait existé une parenté entre la souche utilisée par ELKAN à Londres et notre souche originaire d'Oxford. Il pourrait s'agir en réalité de la même mutation.

Après avoir décrit la mutation « œ », il nous reste à résoudre deux problèmes majeurs: le déterminisme de l'anomalie et le mécanisme génétique qui règle son expression. En ce qui concerne le déterminisme, nous savons actuellement que sous l'angle de l'histologie courante, aucune anomalie n'a été constatée chez les mutants pendant les premières semaines. La relation entre la mégalocardie des mutants plus âgés et la mutation elle-même, doit être encore étudiée. Il pourrait éventuellement s'agir d'un effet secondaire. Quant au déterminisme génétique, nous espérons l'analyser à l'aide de clones obtenus par transplantation nucléaire. L'étude de la mutation « œ » nous permettra d'approfondir nos connaissances de la physiologie des Batraciens.

Résumé

Une mutation « œ » (œdema) est décrite chez *Xenopus laevis*. Elle cause l'apparition d'œdèmes sous-cutanés avec un syndrome précoce prémétamorphique et un syndrome tardif postmétamorphique caractéristiques. La mutation, létale, se transmet selon un mode récessif, sans les fréquences d'un facteur mendelien. La mutation a été trouvée au cours de l'analyse génétique d'une série d'individus résultant de la transplantation nucléaire, où elle avait été introduite par des animaux du stock.

Summary

A mutation « œ » (œdema) is described in *Xenopus laevis*. It brings about the formation of hydrops, with a typical early premetamorphic syndrome and a late postmetamorphic syndrome. This lethal mutation is recessive but does not behave as a simple Mendelian factor. It was found during the genetical analysis of a series of nuclear transplant frogs and has its origin in animals from the stock.

Remerciements

Nous tenons à remercier le Professeur M. Fischberg pour l'intérêt qu'il a témoigné à ce travail; Madame F. Vanderhaeghe, Dr. ès sc., Mademoiselle A. Droin, Dr. ès sc. et Mademoiselle J. Reynaud, lic. ès sc., pour leurs suggestions et communications d'observations personnelles ainsi que Mademoiselle M. Maye pour le travail photographique.

BIBLIOGRAPHIE

BEETSCHEN, J.-C. et A. JAYLET. 1965. *Sur un facteur récessif semi-létal determinai l'apparition d'ascite caudale (ac), chez le Triton Pleurodeles waltli* C.R. Acad. Sc. Paris, 261: 5675-5678.

ELSDALE, T., M. FISCHBERG and S. SMITH. 1958. *A mutation that reduces nucleolar nun ber in Xenopus laevis.* Exp. Cell Res. 14: 642-3.

EWER, R. F. 1952. *The effects of posterior pituitary extracts on water balance in Buf carens and Xenopus laevis, together with some general consideration of anuran water economy.* J. Exptl. Biol. 29: 429-439.

FISCHBERG, M., J. B. GURDON and T. R. ELSDALE. 1958. *Nuclear transfer in Amphibi and the problem of the potentialities of the nuclei of differentiating tissues* Exptl. Cell Res. Supl. 6: 161-178.

FISCHBERG, M. and A. W. BLACKLER. 1963. *Nuclear changes during the differentiatio of animal cells.* Symp. Soc. Exptl. Biol. 17: 138-156.

HUMPHREY, R. R. 1948. *A lethal fluid imbalance in the Mexican Axolotl inherited as simple mendelian recessive.* J. Heredity 39: 255-261.

NIEUWKOOP, P. and J. FABER. *Normal table of Xenopus laevis D.* North Hollan Publ. Co. Amsterdam.

REES, T. A. 1962. *An outbreak of hydrops in a colony of Xenopus laevis associated wit Streptococcus pyogenes group A.* Brit. J. Herpet. 3: 35.

REICHENBACH-KLINKE, H. and E. ELKAN. 1965. *The principal diseases of lower verte brates.* Academic Press, London and New York.

REYNAUD, J. et V. UEHLINGER. 1965. *Une mutation létale récessive «yr» (yolky rectum chez Xenopus laevis Daudin.* Rev. Suisse Zool. 72: 675-80.

UEHLINGER, V. et J. REYNAUD. 1965. *Une anomalie héréditaire «kt» (kinky tailtip chez Xenopus laevis D.*, Rev. Suisse Zool. 72: 680-85.

WEBER, R. 1965. (Zoologisches Institut, Universität, Berne). *Communication personnelle*

N° 40. **I. Hadji-Azimi** et **M. Fischberg.** — Incidence de l'apparition de la tumeur lymphoïde chez *Xenopus laevis* à la suite des greffes de tissus normaux et de tissus cancéreux.

Station de Zoologie expérimentale Université de Genève.

INTRODUCTION

Au cours des quatre dernières années, nous avons pu observer parmi les *Xenopus laevis* adultes de notre laboratoire, 156 cas de lymphosarcome spontané (HADJI-AZIMI et FISCHBERG, a). Cette tumeur peut être soit transmise par transplantation (BALLS, 1964) soit induite par filtrats acellulaires (BALLS 1965 b,

et HADJI-AZIMI b). De plus, BALLS et RUBEN (1964) affirment que la greffe de tissus normaux provoquerait l'apparition du même type de tumeur mais dans un pourcentage moins élevé. Dans une autre publication, BALLS (1965, a) observe que l'uréthane, utilisé comme anesthésique dans les expériences de greffes de tissus normaux, provoque aussi une augmentation du nombre de lymphosarcomes chez les animaux récepteurs.

Ce travail décrit nos propres résultats au sujet de l'éventuelle induction de cette tumeur par greffe de tissus normaux, en tenant compte de l'âge et de l'origine des animaux récepteurs et donneurs. Parallèlement à ces expériences, nous étudions la transmission de la tumeur lymphoïde par greffe de tissus atteints par la tumeur en question.

En vue d'éviter une éventuelle influence cancérigène de l'uréthane, nous avons utilisé dans toutes nos expériences exclusivement le MS 222 pour immobiliser ou sacrifier nos animaux expérimentaux.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Elevage : Les animaux utilisés au cours des différentes expériences sont des *Xenopus laevis laevis* d'âge variable (de 71 jours à l'âge adulte), les plus jeunes étant de petites grenouilles postmétamorphosées. Les animaux de même âge et de même famille sont élevés en bac commun à la température de 20-22° C. Ils sont nourris deux fois par semaine avec du foie de bœuf hâché et des *tubifex*.

Greffe de tissus : Les animaux récepteurs et donneurs sont soit anesthésiés, soit sacrifiés dans une solution de 1-2% de MS 222 Sandoz (tricaïne méthane sulfonate). Après dissection du donneur et examen macroscopique de ses organes, les tissus destinés à servir de greffe sont lavés et coupés en morceaux de 3 mm^3 environ, dans une solution de Niu et Twitty N/10 (FLEKINGER 1948) ou de tampon phosphate de 0,02 M à pH de 7,5. Parallèlement, on fixe dans le fixatif de Zenker des fragments de différents tissus (foie, rate, reins), de chaque animal utilisé comme donneur, cela en vue d'un examen histologique ultérieur. La technique de greffe (BALLS 1964) s'effectue de la manière suivante: une incision de 3 mm dans la peau dorsale de l'animal récepteur permet de glisser un fragment de tissu dans le sac lymphatique dorsal au moyen de pinces fines; on pousse alors ce dernier un peu en avant, afin d'éviter une réjection mécanique immédiate.

Histologie : Les tissus fixés, à savoir le foie, la rate, les reins et éventuellement le greffon des animaux donneurs et récepteurs morts ou sacrifiés, sont lavés puis déshydratés, coupés (7-10μ) puis colorés à l'hémalun-éosine.

1. Greffes de tissus normaux

1-1. *Matériel.* Nous avons effectué deux expériences avec des animaux récepteurs appartenant à 5 familles différentes (AA, BB, CC, DD, EE). Six autres animaux ont servi de donneurs de tissus (K, L, M, N, O, P), (voir tableaux 1 et 2).

Nous avons choisi les recepteurs parmi de jeunes grenouilles de 25-35 mm (museau-cloaque), correspondant à l'âge de 3-5 mois environ, dans les conditions actuelles d'élevage dans notre laboratoire. Au point de vue génétique ces animaux représentent soit la progéniture (AA et EE) d'un croisement entre 2 ♂ et 2 ♀ sauvages, soit F2 (CC) ou F3 (BB) élevés dans le laboratoire, ou encore la progéniture (DD) d'un croisement entre une ♀ sauvage et un ♂ élevé dans le laboratoire.

Parmi les donneurs, nous avons choisi d'une part quatre adultes dont deux sauvages d'âge inconnu (K et N), un animal d'une année (L) et un autre de quatre ans (M) provenant respectivement d'une F3 et d'une F2. D'autre part, deux jeunes postmétamorphosés (O et P) provenant d'un même croisement que la famille réceptrice EE, progéniture d'un couple sauvage. Ces animaux étaient âgés de 90 jours.

1-2. *Les expériences.* La première expérience porte sur trois animaux donneurs de greffe K, L et M et deux familles de récepteurs du même âge (106 et 107 jours) respectivement AA et BB. Pour les besoins de l'expérience, la famille AA a été subdivisée en trois lots d'animaux porteurs de greffes, respectivement A^KA^K, A^LA^L et A^MA^M; de même la famille BB en B^KB^K, B^LB^L et B^MB^M. Des fragments de foie de chaque animal donneur ont servi de greffes pour chacune des deux familles réceptrices. La première moitié de chaque lot d'animaux porteurs de greffe a été sacrifiée après 134 jours, la deuxième moitié après 310 jours.

Dans la deuxième expérience, les fragments de foie, de musculature cardiaque et de musculature de la jambe de trois donneurs appelés N, O et P ont servi de greffes à des animaux récepteurs appartenant à trois familles CC, DD et EE. La moitié des animaux de chaque famille « réceptrice » CC et DD ont été sacrifiés après 125 jours, la seconde moitié après 313 jours. Tandis que tous les animaux de la famille EE ont été sacrifiés après 147 jours.

1-3. *Résultats.* Lorsqu'on analyse les résultats de l'expérience I (tableau 1), concernant les greffes de tissu hépatique normal effectuées sur 93 animaux, on peut observer l'apparition d'un seul cas de lymphosarcome. L'animal en question présente la tumeur dans le foie, la rate et à l'endroit de la greffe. Cependant, neuf cas restent encore suspects, ces derniers se répartissent parmi les animaux des lots B^KB^K, B^LB^L, B^MB^M, animaux appartenant donc à la même famille BB.

La seconde expérience traite les greffes de trois tissus différents, tenant compte également de trois donneurs différents et des trois familles différentes de

récepteurs. On ne distingue ici que trois cas suspects faisant suite à la greffe de tissu hépatique (voir tableau 2).

Les cas étant indiqués comme suspects ne présentent que un à deux foyers de cellules d'aspect tumoral par préparation microscopique (fig. 1), tandis que

TABLEAU 1.

Résultats de la première expérience de greffe de tissus normaux

Animaux donneurs	Lots d'animaux récepteurs	Sacrifiés après greffe (Nb jours)	Nb cancéreux/ nb total	Nb cancéreux/ nb total
K	A^KA^K	134	0/9	0/18
		310	0/9	
	B^KB^K	134	0/3	2?/7
		310	2?/4	
L	A^LA^L	134	0/10	0/20
		310	0/10	
	B^LB^L	134	1?/7	1 et 3?/14
		310	1 et 2?/7	
M	A^MA^M	134	0/8	0/17
		310	0/9	
	B^MB^M	134	0/9	4?/17
		310	4?/8	
Total: 3	6	134—310	—	1 et 9?/93

dans le cas de lymphosarcome, même précoce, on observe de nombreux foyers tumoraux, qui ne laissent aucun doute dans le diagnostic de la tumeur (fig. 2). Dans les deux cas (sûrs et suspects), ces foyers se caractérisent par peu de cellules d'aspect tumoral, entourés de lymphocytes à chromatine très dense (fig. 3).

Tenant compte de ces constatations, il nous a été impossible de classer les douze cas suspects comme positifs ou négatifs. En effet, sur les 193 cas décrits (tableaux 1 et 2), un seul individu était porteur de lymphosarcome et 12 étaient « suspects ». Il faut préciser que nous avons sacrifié les animaux récepteurs de greffes de tissus normaux en deux temps. Les uns après 125-147 jours, parmi lesquels trois cas suspects seulement ont été observés, les autres après 310-313 jours, parmi lesquels nous avons trouvé neuf cas « suspects » et l'unique cas porteur de tumeur.

TABLEAU 2.

Résultats de la deuxième expérience de greffe de tissus normaux

Animaux donneurs	Lots d'animaux récepteurs	Tissus greffés	Sacrifiés après greffe (Nb jours)	Nb cancéreux/nb total	Nb total cancéreux/nb total récepteurs
N	CC	muscle cardiaque	125	0/11	0/21
			313	0/10	
		foie	125	0/9	0/19
			313	0/10	
	DD	muscle cardiaque	125 313	0/11 0/11	0/22
		foie	125	2?/10	3?/18
			313	1?/8	
O	EE	foie	147	0/10	0/20
P		muscle de la jambe		0/10	
Total: 3	3	3 tissus différents	125-313	—	3?/100

2. *Greffes des tissus cancéreux*

Nous avons effectué 10 expériences (tableaux 3 et 4). Les animaux récepteurs comprennent deux groupes: d'une part 81 *Xenopus* adultes âgés de un à quatre ans (tableau 3), d'autre part 94 *Xenopus* jeunes, âgés de 90 à 180 jours (tableau 4). La sélection a été faite parmi des individus de différentes familles. Le tissu greffé dans toutes ces expériences est du foie tumoral. Les animaux donneurs comprennent 7 animaux porteurs de tumeurs spontanées (A-G), et trois autres porteurs de tumeurs transmises dont les origines sont toujours parmi les tumeurs spontanées de A-G. Ainsi, les tumeurs greffées dans les expériences II et IV d'une part et V, VI et IX d'autre part, ont des origines communes (voir tableaux 3 et 4). Le nombre de passages de transplantations successives de tissus cancéreux est également indiqué dans ces tableaux. Il faut noter que l'expérience X est quelque peu différente des autres expériences. Il s'agit d'une tumeur spontanée du foie de l'animal G qui a servi à la transmission de la tumeur chez plusieurs séries successives d'animaux, selon le schéma suivant. La tumeur spontanée sert d'abord de greffes à un premier lot d'individus qui développent alors plusieurs foyers cancéreux dans leurs viscères. Un de ces individus est sacrifié,

afin que son foie porteur de la tumeur en question serve de greffes à son tour pour un second lot d'animaux. Ceci se répète de la même façon durant six passages successifs. Ces six lots d'animaux représentent en tout 52 individus.

TABLEAU 3.

Greffes de tissus cancéreux chez les animaux adultes

Expérience	Origine des tissus cancéreux greffés	Morts ou sacrifiés après greffe (Nb jours)	Nb cancéreux/ nb total
I	spontané A	30	9/9
II	spontané B	30-228	29/30
III	spontané à son 3e passage C	62	10/10
IV	spontané à son 4e passage B	21-42	15/15
V	spontané D	37-113	12/12
VI	spontané à son 3e passage D	18-37	5/5
Total			80/81

TABLEAU 4.

Greffes de tissus cancéreux chez les animaux jeunes

Expérience	Origine des tissus cancéreux greffés	Morts ou sacrifiés après greffe (Nb jours)	Nb cancéreux/ nb total
VII	spontané à son 2e passage E	59-88	11/11
VIII	spontané F	71-200	11/11
IX	spontané D		20/20
X	spontané au 1er et au 6e passage G	120-160	52/52
Total			94/94

2-1. *Résultats.* Les résultats des expériences concernant les greffes de tissu cancéreux sont rassemblés dans les tableaux 3 et 4. Le tableau 3 montre de expériences de greffes effectuées sur des animaux adultes, alors que le tableau 4 indique les résultats de greffes sur des individus jeunes. L'examen histologiqu des organes (foie, rate, reins, sac lymphatique dorsal) de tous ces animaux, soi sacrifiés auparavant, soit morts par suite de cancer, met en évidence, dans 100% des cas, la transmission de la tumeur et même l'apparition de métastases au niveau de différents organes, ceci à l'exception d'un seul cas appartenant à l'expérienc numéro II. Ce dernier individu sacrifié après 100 jours n'a pas montré de déve loppement de la tumeur.

Les premiers organes a être atteints par la tumeur sont le foie, la rate e les reins. Dans le foie on remarque l'apparition d'une multitude de foyers tumo raux (fig. 2) ainsi qu'une augmentation d'activité hématopoïetique sous la cap sule hépatique (HADJI-AZIMI et FISCHBERG 1967). Dans la rate (fig. 4) la tumeu apparait surtout au centre des nodules de la pulpe blanche et plus tard elle envahi tout l'organe. Dans les reins les foyers tumoraux apparaissent entre les tubule rénaux et le tissus interstitiel (fig. 5). Dans le sac lymphatique dorsal (fig. 6), le cellules cancéreuses ne sont pas rejetées et continuent leur prolifération che l'hôte et forment une tumeur à cet endroit (HADJI-AZIMI et FISCHBERG, b).

CONCLUSION ET DISCUSSION

Si nous comparons la fréquence du développement de la tumeur lymphoïde après greffe de tissus normaux avec celle après greffe de tissus cancéreux, nous constatons une différence absolue. Dans la première série d'expériences (tissus normaux), nous trouvons un cas sûr et douze cas suspects de tumeurs sur un total de 193 individus. Dans la deuxième série d'expériences (greffes de tissus cancéreux), 174 sur 175 individus ont développé la tumeur.

L'appréciation de l'effet cancérigène de greffe de tissus normaux dépend entièrement de l'interprétation de ces cas suspects que nous n'avons pu classer ni parmi les individus non atteints par la tumeur, ni parmi ceux qui en sont atteints. Si on les considère comme négatifs, donc non-porteurs de la tumeur, on peut conclure que la greffe de tissus normaux n'est pas capable d'induire le développement de cette tumeur. Mais, si l'on considère ces cas « suspects » comme porteurs de tumeurs, nous nous trouvons alors en face de deux possibilités: la tumeur peut être soit induite par la greffe de tissu normal, soit s'être développée spontanément. Dans le cas de la première possibilité, on pourrait interpréter les résultats comme suit: un agent promoteur de la tumeur existerait sous forme inactive, soit chez l'animal récepteur, soit dans le tissu de l'animal donneur transféré au récepteur. Cet agent deviendrait actif à la suite de l'opération et déclenche-

rait le développement de la tumeur. Dans le cas de la deuxième possibilité, il s'agirait de deux familles (BB et DD) prédisposées au développement de la tumeur. De telles familles ont déjà été observées dans notre laboratoire (FISCHBERG, communication personnelle).

BALLS et RUBEN (1964) obtiennent 34,7% de développement de tumeur lors de greffes de tissus normaux dans le sac lymphatique et le membre antérieur de jeunes *Xenopus laevis* post-métamorphosés. Ces auteurs en déduisent une différence de capacité de développer la tumeur suivant récepteurs et donneurs. Ils constatent de plus (RUBEN et BALLS 1964) le développement de 50% de tumeurs lymphoïdes en greffant les fragments de reins normaux provenant de *Triturus cristatus* dans les membres antérieurs de jeunes *Xenopus laevis* post-métamorphosés. La tumeur se développe à l'endroit de la greffe chez les animaux qui ont été anesthésiés dans l'uréthane. En 1965, BALLS discute l'effet d'une immersion répétée des animaux porteurs de greffe de tissu normal dans l'uréthane et conclut que ce traitement augmente la fréquence du développement de la tumeur chez *Xenopus laevis*.

Les différences importantes dans les résultats obtenus d'une part par RUBEN et BALLS (1964) et BALLS et RUBEN (1964) et d'autre part par nous-même, à la suite de greffe de tissu normal, sont dues probablement à l'emploi d'anesthésiques différents. Nous avons employé le MS 222, qui n'a pas d'effet cancérigène, pour immobiliser les animaux expérimentaux, alors que BALLS et RUBEN ont fait usage de l'uréthane dont l'effet cancérigène est maintenant bien connu.

Quant aux résultats obtenus par la greffe de tissus cancéreux, nous avons observé l'apparition de la tumeur chez 100% des animaux. Ce fort pouvoir de transmission de tissu cancéreux efface toute différence nuancée de sensibilité appartenant au récepteur. C'est peut-être pour cette raison que tous les récepteurs, indépendamment de leurs différences d'âge, de prédisposition héréditaire entre familles ou d'anesthésique utilisé ont développé la tumeur. Les expériences de BALLS (1964) montrent aussi 97% de transmission de la tumeur après greffes de tissus cancéreux.

Il est bien connu que les mammifères de laboratoire (souris, hamster, etc.) montrent, dans ce genre d'expérience, la plus forte sensibilité à l'état de nouveau-né et que la résistance augmente avec l'âge (GROSS 1961). Dans nos expériences, on ne peut que constater aucune différence de résistance entre les récepteurs jeunes (tableau 4) et adultes (tableau 3). D'après nos résultats, il est impossible de décider si cette absence de différence est due à la forte virulence de cette tumeur ou à une sensibilité identique des récepteurs, indépendamment de leur âge et de leur constitution génétique.

En conclusion, les résultats des greffes de tissus cancéreux provenant des quatre origines indiquées dans les tableaux 3 et 4 ne montrent pas de différences dans leur pouvoir de transmission de la tumeur.

1. Transplantation directe de la tumeur spontanée des animaux sauvages (expériences I et II).
2. Transplantation de la tumeur tranmise par la greffe de même origine que 1, mais après divers passages successifs (expérience IV).
3. Transplantation directe de la tumeur spontanée des animaux appartenant à des familles spécialement susceptibles de développer la tumeur (FISCHBERG et col., en préparation), (expériences V, VIII et IX).
4. Transplantation de la tumeur transmise par la greffe de même origine que 3, mais après divers passages successifs (expériences III, VI, VII, X).

On sait que chez d'autres animaux, la virulence des tumeurs s'accentue au fur et à mesure des passages successifs de celles-ci (GROSS 1961), ce qui n'est pas le cas dans nos expériences.

BIBLIOGRAPHIE

BALLS, M. 1964. *Transplantation of spontaneously occuring and chemically induced lymphoid tumours in Xenopus laevis.* Cancer Res. *24* : 44-51.

— 1965 a. *Further aspects of lymphosarcoma in Xenopus (The South African clawed toad).* Cancer Res. *25* : 7-11.

— 1965 b. *Lymphosarcoma in the South African clawed toad Xenopus laevis : a virus tumour.* Ann. N.Y. Acad. Sci. *126* : 256-273.

— and L. N. RUBEN. 1964. *Variation in the response of Xenopus laevis to normal tissue homografts.* Dev. Biol. *10* : 92-104.

FISCHBERG, M. Communication personnelle.

FLICKINGER, R. 1949. *A study of the metabolism of amphibian neural crest cells duting their migration and pigmentation in vitro.* J. Exp. Zool. 112: 465-484.

GROSS, L. 1961. *Oncogenic viruses.* Pergamon Press. New York.

HADJI-AZIMI, I. *The transmission of the Xenopus laevis lymphoïd tumour by injection of acellular cancerous tissue extracts. In preparation.*

— et M. FISCHBERG. 1967. *Hématopoïèse périhépatique chez le batracien anoure Xenopus laevis. Comparaison entre les individus normaux et les porteurs de tumeurs lymphoïdes.* Rev. Suisse Zool. *74* : 641-645.

— and M. FISCHBERG. a. *Biology and histology of the lymphoid tumour of Xenopus laevis.* In preparation.

— and M. FISCHBERG. b. *Homo- and isotransplantation of normal and neoplastic tissues in Xenopus laevis.* In preparation.

RUBEN, L. N. and M. BALLS. 1964. *Genetic disparity and cancer induction by normal tissue implants in Amphibia.* Science *146* : 1321-1322.

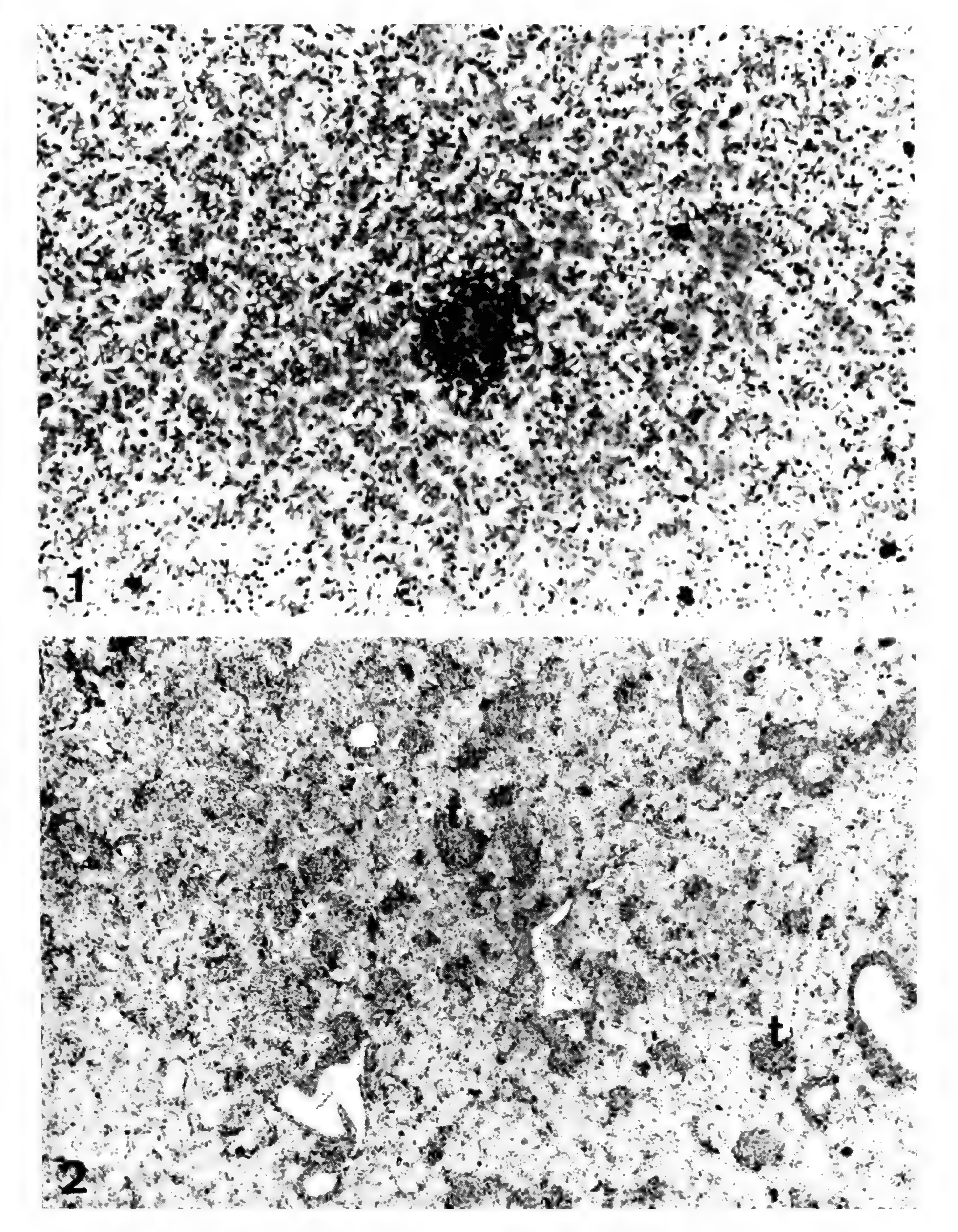


FIG. 1.

Le foie d'un *Xenopus* montrant un foyer suspect d'être tumoral. ×176.

FIG. 2.

Multitude de foyers tumoraux (t) au sein d'un foie cancéreux de *Xenopus*. ×56.

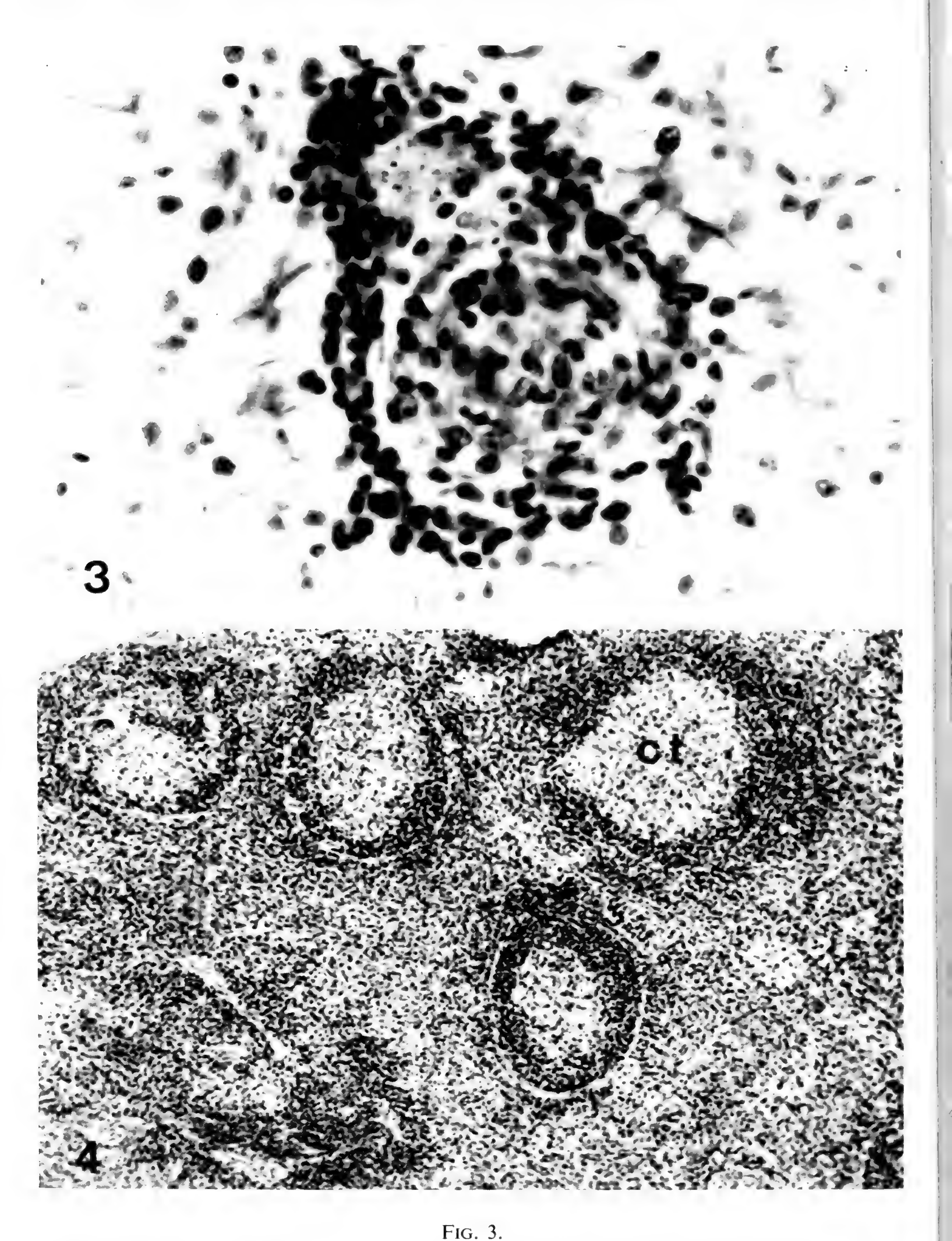


Fig. 3.

Foie de *Xenopus*, petit foyer cancéreux entouré de lymphocytes d'aspect normal. ×700.

Fig. 4.

Rate atteinte de tumeur. On remarque les cellules cancéreuses (ct) au centre des nodules de la pulpe blanche. ×150.

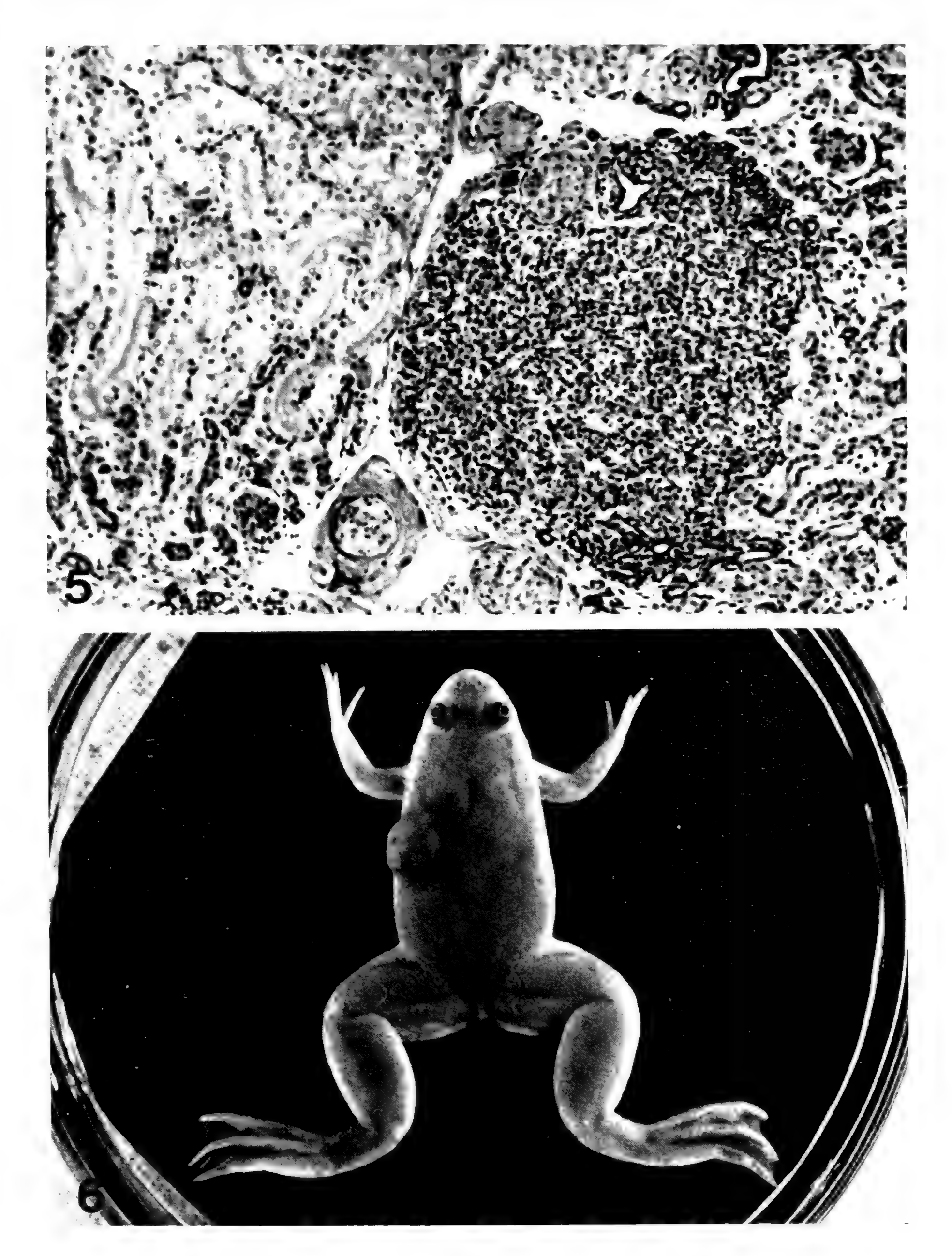


FIG. 5.

Rein d'un *Xenopus* porteur de tumeur. On remarque un foyer cancéreux entre les tubules rénaux. ×200.

FIG. 6.

Tumeur induite à la suite d'une greffe d'un fragment de foie cancéreux dans le sac lymphatique dorsal d'un jeune *Xenopus*. ×1.

N° 41. **R. Scheurer** und **M. Lüscher,** Bern — Nachweis der Synthese eines Dotterproteins unter dem Einfluss der Corpora allata bei *Leucophaea maderae.*[1] (Mit 4 Textabbildungen)

Abteilung für Zoophysiologie, Zoologisches Institut der Universität Bern.

Für verschiedene Insektenarten ist nachgewiesen worden, dass sich die Konzentration und die qualitative Zusammensetzung der Hämolympheproteine im Verlaufe der Eireifungsphase ändert, z.B. *Hyalophora cecropia* (Telfer und Williams, 1953), *Schistocerca gregaria* (Hill, 1962), *Rhodnius prolixus* (Coles, 1964, 1965). Bei *Leucophaea* nimmt der Proteinspiegel der Hämolymphe zu Beginn der 2. Eireifungsphase zu, fällt dann während der Dotterbildung in den Oocyten signifikant ab und erreicht bei der Ovulation einen minimalen Wert (Abb. 1). Es ist nun naheliegend, anzunehmen, dass die Abnahme der absoluten Proteinkonzentration der Hämolymphe durch eine Einlagerung von Blutproteinen in die Oocyten bewirkt wird, was bereits für einige Insektenarten mit verschiedenen Methoden nachgewiesen worden ist, z.B. *Hyalophora cecropia* (Telfer und Rutberg, 1960), *Calliphora erythrocephala* (Bier, 1962), *Panorpa communis* (Ramamurty, 1964). Bei *Leucophaea* ist, wie bei den meisten andern Insekten, die Eireifung von aktiven Corpora allata abhängig. Man kann sich nun fragen, in welcher Weise die Corpora allata die Eireifung beeinflussen. Da nun die Konzentration der Hämolympheproteine zu Beginn der Eireifungsphase zunimmt (Abb. 1), ist es denkbar, dass ein Hormon der Corpora allata die Synthese von Hämolympheproteinen stimuliert. Andererseits ist es nicht ausgeschlossen, dass die Corpora allata für den Einbau von Proteinen in die Oocyten notwendig sind. Die Frage der Wirkung der Corpora allata auf die Synthese von Hämolympheproteinen und auf die Einlagerung derselben in die Oocyten haben wir mit der Disc-Elektrophorese auf Acrylamid (Methode nach Davies, 1964) untersucht. Ferner wurde elektronen-mikroskopisch geprüft, ob die Oocytenoberfläche für die vermutete Einlagerung von Hämolympheproteinen in die Oocyten organisiert ist.

Unsere qualitativen Proteinbestimmungen haben ergeben, dass in der zellfreien Hämolymphe der *Leucophae*weibchen zu jedem Zeitpunkt der Eireifungsphase mindestens acht mit Amidoschwarz färbbare Proteinfraktionen vorhanden sind (Abb. 2). Die Proteinfraktion G (Abb. 2) ist nur in den Weibchen und nur während der Eireifung nachweisbar. Es dürfte sich demnach bei diesem Protein

[1] Durchgeführt mit Hilfe des Forschungskredites N° 3711 des Schweiz. Nationalfonds.

um ein sog. „ female protein “ handeln, wie es durch TELFER (1954) für *Cecropi* beschrieben worden ist. Aus dem Vergleich der Proteinbandenmuster in gleich zeitig hergestellten Gelen mit Hämolymphe, Ovarhomogenat und einer Misch lösung der beiden ist zu schliessen, dass in den Ovarhomogenaten Proteinfrak tionen vorhanden sind, die sich in bezug auf ihre Wanderung im elektrische

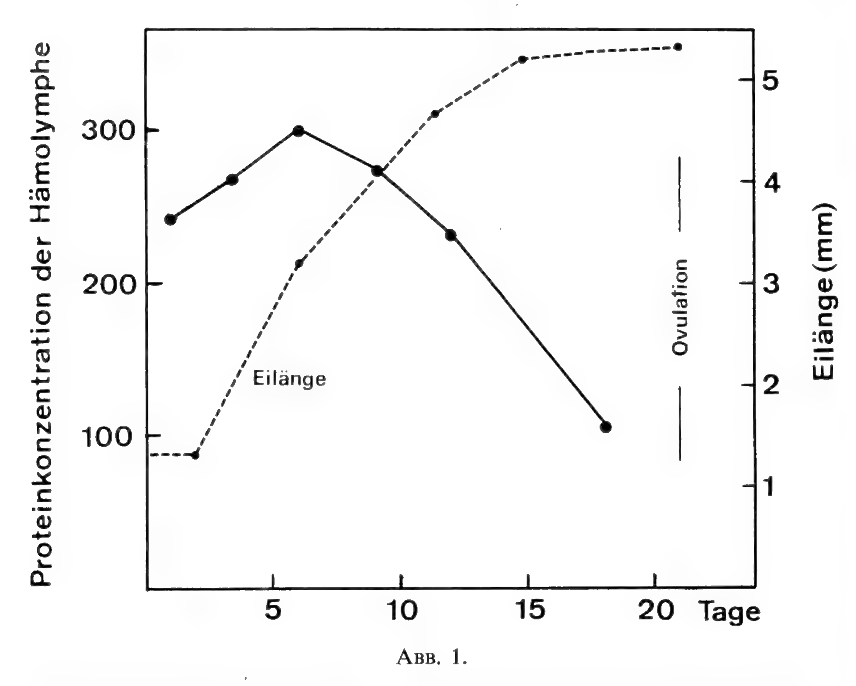


ABB. 1.

Konzentration der Gesamtproteine in der Hämolymphe während der Eireifungsphase; Durchschnittswerte in Densitometereinheiten.

Feld gleich verhalten wie bestimmte Blutproteine (Abb. 2). Mit einiger Sicherheit darf angenommen werden, dass die Fraktion G in den Ovarhomogenaten und in der Hämolymphe identisch ist, da sie sich in beiden Lösungen nicht nur mit Amidoschwarz, sondern auch mit Sudanschwarz färben lässt. Diese Befunde bestätigen grundsätzlich die Ergebnisse serologischer Untersuchungen von ENGELMANN und PENNEY (1966), welche gezeigt haben, dass von den sechs Antigenen der Hämolymphe deren fünf auch in den Oocyten nachweisbar sind.

Die Konzentration der Fraktion G nimmt in den Ovarhomogenaten bis zum 10. Tag zu und während der zweiten Hälfte der Eireifungsphase wieder ab (Abb. 3). Diese Konzentrationsabnahme ist möglicherweise bedingt durch eine Umwandlung des Proteins G in eine unlösliche Form im Verlaufe der Dotterbildung. Interessant ist die Feststellung, dass das „ female protein “ kurz nach Beginn der Eireifungsphase den grössten Anteil (22%) der löslichen Proteine in

den Ovarien ausmacht. Die während der Eireifungsphase beobachteten Konzentrationsänderungen des Proteins G in der Hämolymphe lassen nicht direkt auf dessen Einlagerung in die Oocyten schliessen. Die absolute Konzentration nimmt praktisch während der ganzen Phase der Dotterbildung zu, eine Konzentrationsabnahme kann erst kurz vor der Ovulation beobachtet werden. Es muss

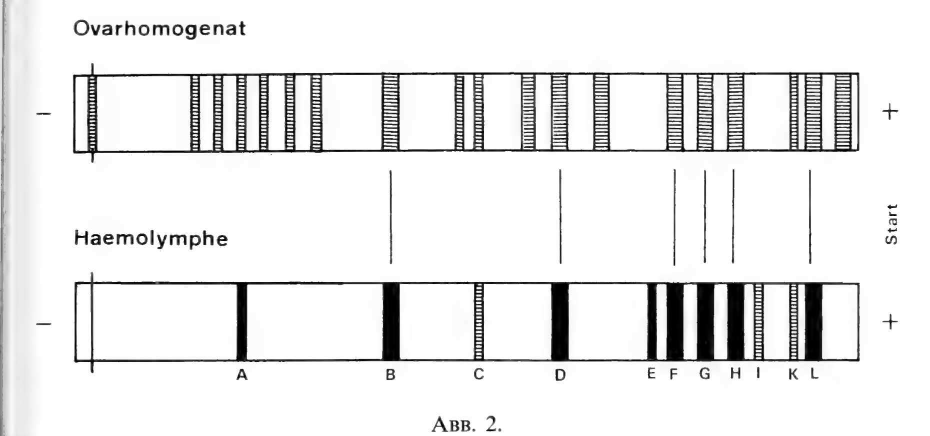


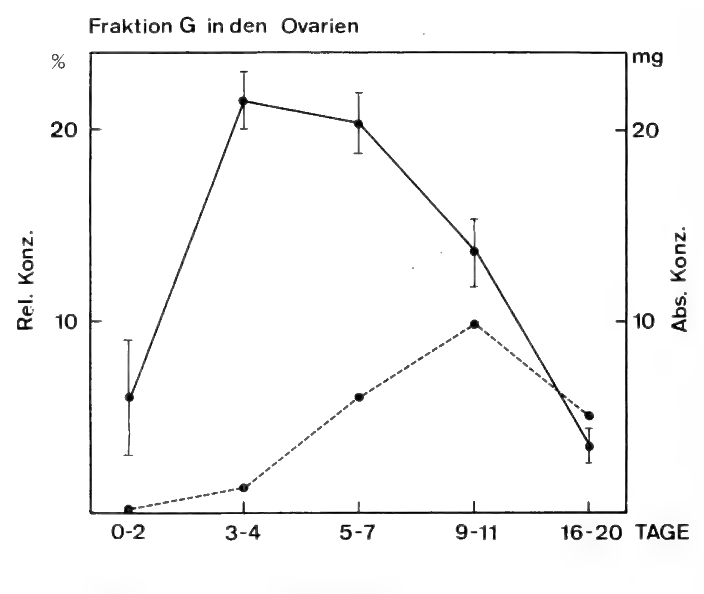
ABB. 2.

Die Proteinbandenmuster der Hämolymphe von We'bchen und von Ovarhomogenaten, nach elektrophoretischer Trennung auf Acrylamidgelen und anschliessender Färbung mit Amidoschwarz. Die schwarz dargestellten Hämolymphefraktionen sind zu jedem Zeitpunkt der Eireifungsphase vorhanden.

daher angenommen werden, dass das Protein G während der Eireifungsphase laufend synthetisiert und von den Oocyten aufgenommen wird.

Die Tatsache, dass die Proteinfraktion G nur in der Hämolymphe der Weibchen und nur während der Eireifungsphase nachzuweisen ist, lässt vermuten, dass die Synthese dieses Proteins durch ein Hormon der Corpora allata ausgelöst wird. Ein Einfluss der Corpora allata auf die Proteinsynthese allgemein und speziell auf die Synthese von Hämolympheproteinen ist bereits für verschiedene Insektenarten nachgewiesen worden, z.B. *Rhodnius prolixus* (COLES, 1964, 1965), *Periplaneta americana* (THOMAS und NATION, 1966), *Nauphoeta cinerea*(LÜSCHER, 1968). Zur Prüfung dieser hormonalen Steuerung wurden Weibchen unmittelbar nach der Ablage dekapitiert. Danach wurden in diese Weibchen aktive Corpora allata aus fünftägigen Tieren implantiert. Als Kontrolltiere dienten Weibchen, die während der Versuchsperiode weder Trinkwasser noch Nahrung zur Verfügung hatten. Die quantitative Analyse von sechs Fraktionen der Hämolympheproteine erfolgte nach sieben Tagen. Die Ergebnisse zeigen, dass bei den dekapitierten Weibchen die Konzentrationen der untersuchten Fraktionen niedriger sind als bei den Kontrolltieren. Die Proteinfraktion G ist in den dekapitierten Weibchen nicht nachweisbar. Dagegen ist sie in sämtlichen Versuchstieren mit implantierten Corpora allata vorhanden. Die durchschnittliche Kon-

zentration ist sogar höher als bei den Kontrolltieren. Die Konzentrationen d weiteren untersuchten Fraktionen sind nicht signifikant von denjenigen b dekapitierten Tieren verschieden. Andere implantierte Kopforgane vermochte die Synthese der Fraktion G nicht auszulösen. Hingegen wurde die Synthe



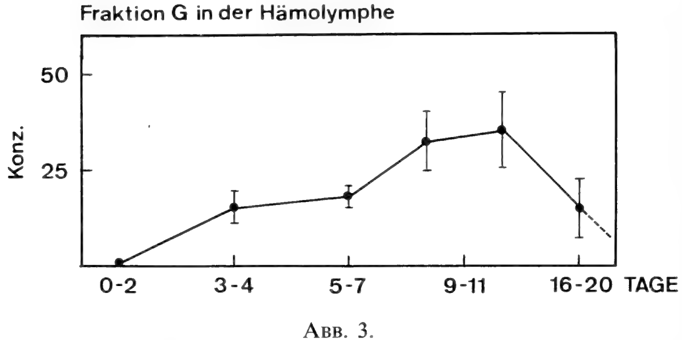


Abb. 3.

Die Konzentrationsänderungen der Proteinfraktion G in den Ovarien und in der Hämolymph während der Eireifungsphase.

Obere Darstellung: Ausgezogene Linie: Anteil der Fraktion G an der Gesamtproteinkonzentration in Prozenten. Gestrichelte Linie: Absolute Menge der Fraktion in mg pro zwei Ovarien (Durchschnittswerte).

Untere Darstellung: Konzentration von G, angegeben in Densitometereinheiten.

der weitern 5 Fraktionen durch implantierte Corpora cardiaca und Gehirne stimuliert. Hierüber soll an anderer Stelle berichtet werden.

Im Weitern interessierte nun die Frage, ob die Oocytenoberfläche für die Aufnahme von Makromolekülen, wie sie die Hämolympheproteine darstellen

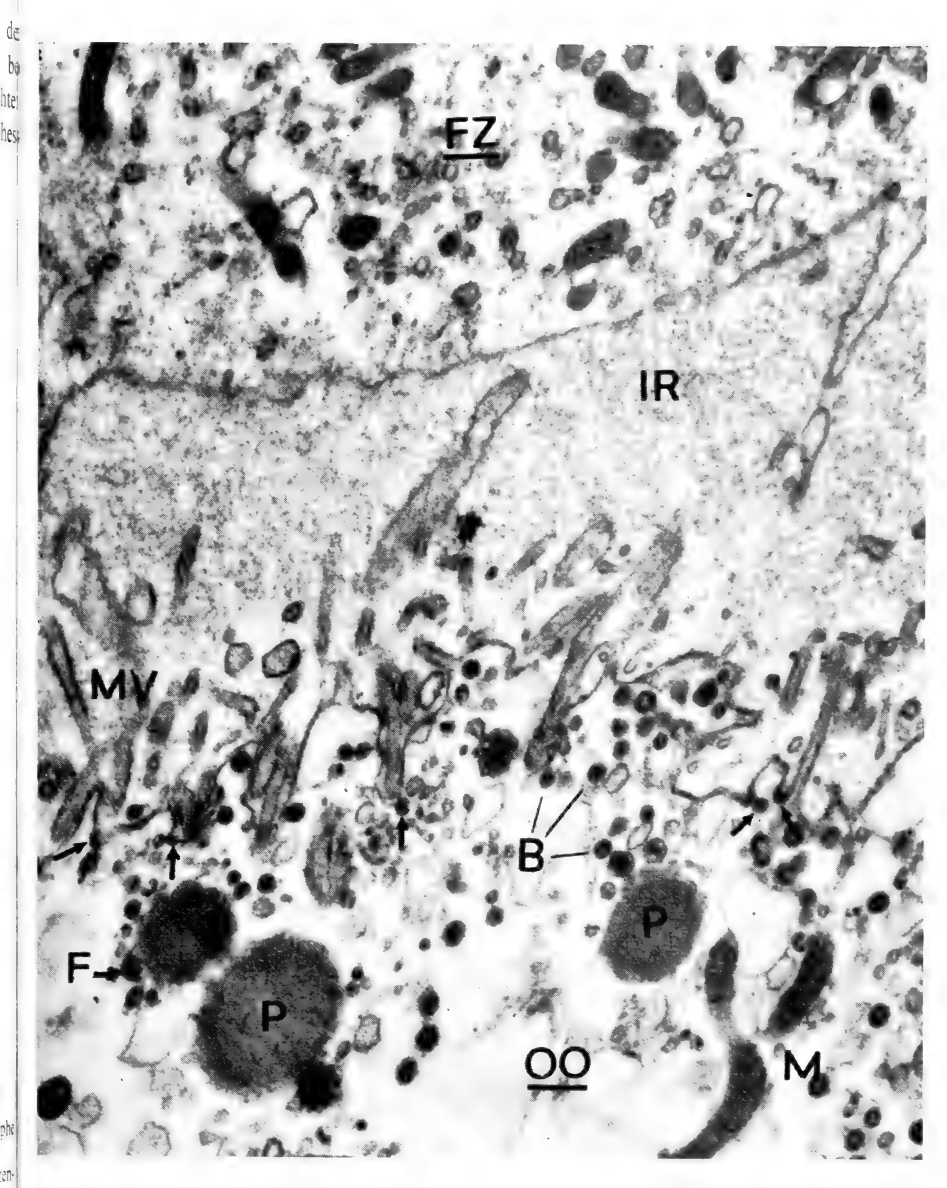


ABB. 4.

Die EM-Aufnahme zeigt einen Teil der Randzone einer Oocyte (00) zur Zeit der Dotterbildung. In den grossen Interzellularraum (IR) ragen Fortsätze einer Follikelepithelzelle (FZ) und zahlreiche Mikrovilli (MV) der Oocyte hinein. In der Oocytenmembran sind einige, von einem dichten Material ausgefüllte Einsenkungen, sog. " pits " (Pfeile), zu erkennen. Diese werden von der Membran abgeschnürt und treten in der corticalen Zone des Ooplasmas als Bläschen (B) in Erscheinung. Die Fusion eines Bläschens mit einem grössern Proteingranulum (P) ist in einem Fall sichtbar (F). M = Mitochondrien. Vergrösserung 22'C00 ×.

organisiert ist; die Ergebnisse unserer physiologischen Untersuchungen schliessen die Möglichkeit nicht aus, dass die Proteine, welche für die Dotterbildung gebraucht werden, in der Oocyte selbst oder in den Follikelzellen synthetisiert werden und gar nicht aus der Hämolymphe stammen. Unsere elektronenoptischen Untersuchungen zeigen jedoch, dass weder die Oocyte noch die Follikelzellen spezielle Zellorganelle, z.B. Golgi-Komplexe, mit Ribosomen besetzte Lamellenstrukturen des endoplasmatischen Reticulums oder Sekretgranula in der Menge enthalten, wie sie normalerweise in sekretorisch aktiven Zellen gefunden werden. Dagegen weist die Struktur der Oocytenoberfläche eindeutig darauf hin, dass während der Dotterbildung gewisse Stoffe, wahrscheinlich Hämolympheproteine, durch Mikropinocytose ins Ooplasma aufgenommen werden (Abb. 4). In der Membran der reifenden Oocyte sind zahlreiche Einsenkungen, sog. „pits", zu erkennen, welche ein elektronenoptisch dichtes Material enthalten. In der cortikalen Zone der Oocyte sind viele Bläschen von ca. 80 $m\mu$ Durchmesser vorhanden, die entsprechend ihrer morphologischen Ähnlichkeit mit den „pits" aus diesen entstanden sein dürften. Die grösseren, von einer Membran umgebenen Proteingranula, entstehen wahrscheinlich durch Fusion der 80 $m\mu$-Bläschen. Die hier beschriebenen morphologischen Befunde entsprechen denjenigen von KESSEL und BEAMS (1963) an *Lygaeus kalmii*, ROTH und PORTER (1964) an *Aedes aegyptii*, ANDERSON (1964) an *Periplaneta americana* und STAY (1965) an *Hyalophora cecropia*.

RÉSUMÉ

L'hémolymphe de la femelle de *Leucophaea* contient pendant la maturation des ovocytes une „protéine femelle" qui ne se trouve pas chez le mâle. Cette protéine est absorbée par les ovocytes durant la vitellogenèse et devient insoluble, sans que son taux baisse d'une façon correspondante dans l'hémolymphe: elle est donc synthétisée continuellement. Cette synthèse dépend de la présence des corpora allata. Au microscope électronique, on ne décèle pas de synthèse des protéines dans les ovocytes ni dans les cellules folliculaires, mais on voit que les protéines de l'hémolymphe peuvent être absorbées par les ovocytes, par micropinocytose.

SUMMARY

In the haemolymph of *Leucophaea* females, at least 8 protein fractions could be demonstrated during oocyte growth by disc electrophoresis on acrylamide gels. A fraction G (Fig. 2) could only be detected during oocyte maturation. It was absent in the haemolymph of males; it is therefore referred to as „female protein". From a comparison of protein patterns in gels on which haemolymph

and ovary homogenate were simultaneously electrophorized, it follows that some of the haemolymph proteins are taken up by the oocytes during vitellogenesis. Shortly after the beginning of maturation, the female protein makes up the highest proportion of the soluble proteins in the ovaries; it seems to become insoluble in the course of yolk formation. Since the changes in the concentration of the female protein in the haemolymph do not reflect its uptake into the oocytes it is assumed that it is synthesized continually during the egg maturation period. The female protein is absent in decapitated females, but present in a high concentration in decapitated females with implanted corpora allata. Therefore a hormone released by the corpora allata is responsible for the synthesis of this protein. Electron microscopical studies provide no evidence for protein synthesis in the oocyte or in the follicle cells but they show that haemolymph proteins may be taken up into the oocytes by micropinocytosis.

LITERATURVERZEICHNIS

ADIYODI, K. G. 1967. *The nature of haemolymph proteins in relation to the ovarian cycle in the viviparous cockroach Nauphoeta cinerea.* J. Insect Physiol. 13: 1189-1195.

ANDERSON, E. 1964. *Oocyte differentiation and vitellogenesis in the roach Periplaneta americana.* J. Cell. Biol. 20: 131-155.

BIER, K. 1962. *Autoradiographische Untersuchungen zur Dotterbildung.* Naturwiss. 49: 332-333.

COLES, G. C. 1964. *Some effects of decapitation on metabolism in Rhodnius prolixus Stål.* Nature, Lond. 203: 323.

— 1965. *Haemolymph proteins and yolk formation in Rhodnius prolixus Stål.* J. Exp. Biol. 43: 425-431.

ENGELMANN, F. und O. PENNEY. 1966. *Studies on the endocrine control of metabolism in Leucophaea maderae (Blattaria). I. The haemolymph proteins during egg maturation.* Gen. and Comp. Endocrinol. 7: 314-325.

DAVIES, B. J. 1964. *Disc electrophoresis II. Method and application to human serum proteins.* Ann. N.Y. Acad. Sci. 121: 404-427.

HILL, L. 1962. *Neurosecretory control of haemolymph protein concentration in the desert locust.* J. Insect Physiol. 8: 609-619.

KESSEL, R. G. und H. W. BEAMS. 1963. *Micropinocytosis and yolk formation in the oocytes of the small milkweed bug.* Exp. Cell. Res. 30: 440-443.

LÜSCHER, M. 1968. *Hormonal control of respiration and protein synthesis in the fat body of the cockroach Nauphoeta cinera during oocyte growth.* J. Insect Physiol. 14: 499-511.

RAMAMURTY, P. S. 1964. *On the contribution of the follicle epithelium to the deposition of yolk in the oocyte of Panorpa communis.* Exp. Cell. Res. 33: 601.

ROTH, F. F. und K. R. PORTER. 1964. *Yolk protein uptake in the oocyte of the mosquito Aedes aegyptii L.* J. Cell. Biol. 20: 313-331.

STAY, B. 1965: *Protein uptake in the oocytes of the cecropia moth.* J. Cell. Biol. 26: 49-62.

Telfer, W. H. 1954. *Immunological studies of insect metamorphosis. II. The role of a sex-limited blood protein in egg formation by the cecropia silkworm*. J. Gen. Physiol. 37: 539-558.

— und C. M. Williams. 1953. *Immunological studies of insect metamorphosis. I. Qualitative and quantitative changes in the blood antigens of the cecropia silkworm.* J. Gen. Physiol. 36: 389-413.

— und L. D. Rutberg. 1960. *The effects of blood depletion on the growth of the oocytes in the cecropia moth.* Biol. Bull., Woods Hole, 118: 352-366.

Thomas, K. K. und J. L. Nation. 1966. *Control of a sex-limited haemolymph protein by corpora allata during ovarian development in Periplaneta americana (L).* Biol. Bull., Woods Hole, 130: 254-264.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 75 — FASCICULE 3

IMPRIMÉ EN SUISSE

Tome 75 Fasc 4 196

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

DE GENÈVE

GENÈVE
IMPRIMERIE KUNDIG
DÉCEMBRE 1968

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 75 — FASCICULE 4

Rédaction

Administration

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

1211 GENÈVE 6

Prix de l'abonnement:

SUISSE Fr. 105.— UNION POSTALE Fr. 110.—
(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées

à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*,

Muséum d'Histoire naturelle, Genève

Tome 75, n° 42 — Décembre 1968

Die Organogenese des Coelomsystems von *Octopus vulgaris* Lam.

von

Hans-Jürg MARTHY

Zoologische Anstalt der Universität Basel

Mit 22 Textabbildungen und einer Tafel

INHALT

EINLEITUNG

Angesichts der Unklarheiten, die über eine umfassende Definition de Begriffes Coelom noch heute herrschen, kommt der Untersuchung der embryo nalen Entwicklung von Organen und Organkomplexen, die vor allem aufgrun der Adultorganisation als sekundäre Leibeshöhle oder Coelom bezeichnet werden besondere Bedeutung zu.

In einer grossangelegten vergleichenden Studie definiert SARVAAS (1933, p. 10 das Coelom folgendermassen: „On entend par coelome une cavité d'essenc bilatérale et à parois mésodermiques, remplie d'un liquide et délimitée par u épithélium dans lequel les cellules sexuelles prennent souvent leur origine. Cett cavité doit rembourrer l'espace entre les feuillets ecto- et endodermique, et ell peut être en communication avec le milieu extérieur par des tubes, soit d'origin ectodermique, de genèse centripète, soit des diverticules des parois du coelom lui-même et de genèse centrifuge."

Trifft diese Definition in ihrer allgemeinen Form durchaus auf die Leibeshöhl der Cephalopoden zu, so ergibt sich aus den Unterschieden zwischen Decapoder und Octopoden (p. 725 *f*) die Frage nach deren Zustandekommen in der Ontogenese; hinsichtlich des Zusammenhanges der einzelnen Coelomteile aber die grundsätzliche Frage nach ihrer Herkunft und der Ursprünglichkeit dieses Zusammenhanges in beiden Gruppen.

Der Klärung dieser Fragen ist die vorliegende Arbeit gewidmet, die ei Beitrag im Rahmen der seit Jahren an der Zoologischen Anstalt Basel durchgeführten Untersuchungen über die Embryogenese der Cephalopoden ist.

Herrn Prof. Dr. A. Portmann, Vorsteher der Zoologischen Anstalt Basel, lanke ich herzlich für seine stete Hilfsbereitschaft. Unter seiner Leitung ist diese Arbeit entstanden. Herrn Prof. Dr. P. Drach, Directeur, und Herrn Dr. L. Laubier, Sous-Directeur du Laboratoire Arago, bin ich für ihr Entgegenkommen während neiner Sommeraufenthalte in Banyuls-s/m. verbunden. Frau Dr. Katharina Mangold-Wirz, Maître de recherche au Centre National de la Recherche Scientiique, Banyuls-s/m. und Herrn und Frau PD Dr. P. Fioroni-Sandmeier, Basel, lanke ich speziell für ihr grosses Interesse während dem Entstehen dieser Arbeit. Danken möchte ich aber auch meinen Eltern und vor allem meiner lieben Gattin ür ihr Verständnis in den Studienjahren und allen meinen Freunden und Kollegen n Basel und Banyuls-sur-mer.

HISTORISCHER ÜBERBLICK

Über die Entwicklung des Coelomsystems bei den Octopoden wissen wir venig Sicheres. Die Forschungen auf diesem Gebiet beschränken sich auf die Decapoden. Seit 1909 (Naef) ist überhaupt keine detaillierte Studie erschienen, lie das Coelomsystem eines Vertreters der Cephalopoden zum speziellen Gegenstand embryologisch-morphologischer Untersuchungen gehabt hätte.

Distaso (1908) bespricht die Verhältnisse bei *Sepia*, Teichmann (1903) befasst sich mit der frühen Cephalopodenentwicklung, und Faussek (1900) untersucht im weiteren Zusammenhang seiner Arbeit auch die Coelomverhältnisse an einigen Decapoden.

Unter den Embryologen des letzten Jahrhunderts sticht Bobretzky (1877) besonders hervor, der nach den allgemeineren Untersuchungen von Kölliker (1844) eine erste detaillierte Darstellung der Embryonalentwicklung gibt. Die Adultorganisation des Coelomsystems ist — nach älteren und zum Teil fragmentarischen Beschreibungen (Krohn 1839, Kollmann 1875, Brock 1879, v. Jhering 1880 u.a.) — eingehend vor allem durch Vigelius (1880) und Grobben (1884) dargestellt worden.

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit ist einzig eine Auseinandersetzung mit Faussek (1900) und vor allem Naef (1909, 1912, 1913) von Interesse, während die älteren Arbeiten der aufgezählten Autoren von ausschliesslich historischer Bedeutung sind.

DIE MORPHOLOGIE DES COELOMSYSTEMS

Vergleichen wir das aus Perikard, Nieren und Gonade zusammengesetzte Coelomsystem eines Vertreters der Decapoden, *Loligo vulgaris*, und des hier speziell zur Diskussion stehenden Vertreters der Octopoden, *Octopus vulgaris*.

Loligo besitzt eine geräumige Visceroperikardialhöhle, welche von einem feine Epithel ausgekleidet wird. Es überzieht die Organe Herz, Kiemenherzen, Peri kardialdrüsen, Gonade und Mitteldarm. Dieser im hinteren Teil des Einge weidesackes gelegene Spaltraum wird durch eine einspringende Wandfalte i einen dorsalen Abschnitt, die Genitaltasche (in welche die Gonodukte münden

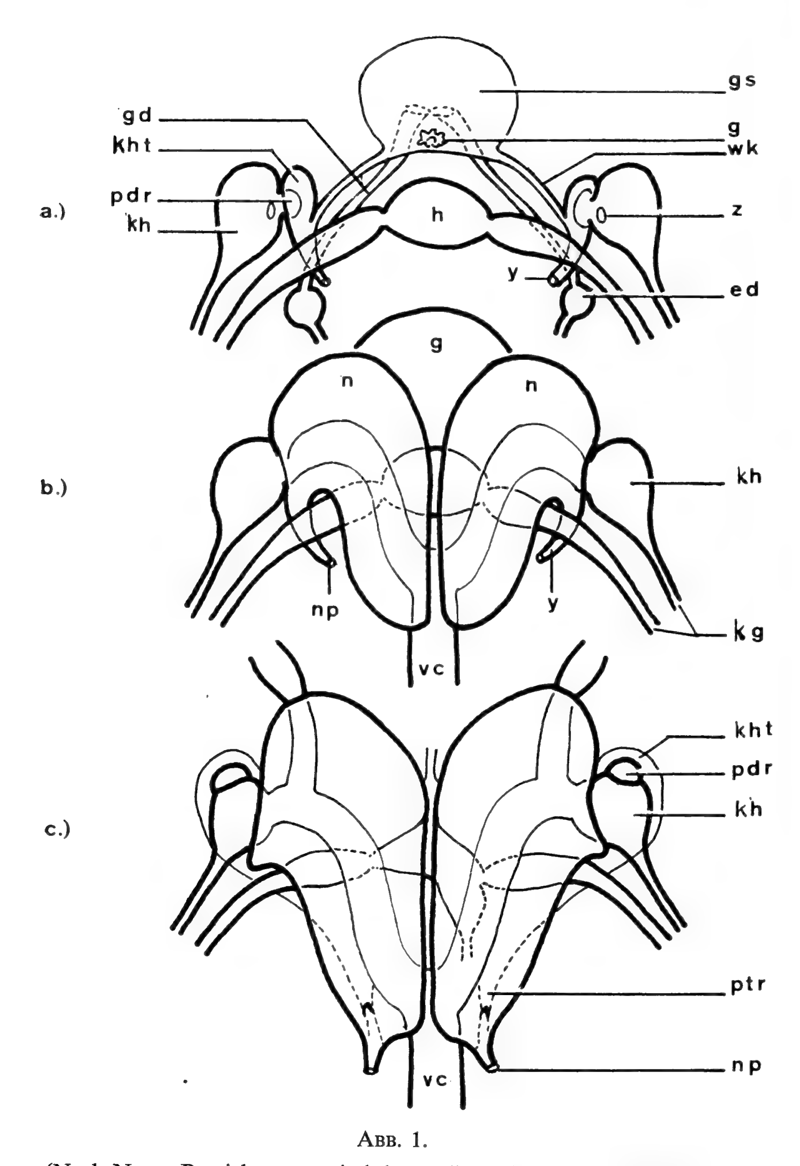


ABB. 1.

(Nach NAEF; Bezeichnungen sind der vorliegenden Arbeit angeglichen.)

a) "Wassergefässsystem" von *Octopus, b)* Nierensäcke von *Octopus, c)* Nierensäcke von *Sepia* in Beziehung zu den zentralen Blutgefässen in ventraler Ansicht.

und die die Gonade und den Magen umschliesst) und das eigentliche Perikard, welches nebst dem Herzen auch die zuführenden Kiemenvenen und die abführenden Arterien umgibt, unvollständig unterteilt. Nach vorn verjüngt sich das Perikard in zwei Zipfel, die nahe der äusseren Nierenöffnung in die Niere münden. (vgl. NAEF 1909, Textfig. 3).

Die Nieren (vgl. dazu Abb.1*c* für *Sepia*) sind paarige Säcke, welche sich beidseits neben dem After zur Mantelhöhle öffnen. Sie stehen hinter den Venenschenkeln und vor dem Enddarm miteinander in offener Verbindung und stellen hier in Folge ihrer mächtigen Ausdehnung einen eigentlichen unpaaren Nierensack dar.

Die Visceroperikardialhöhle von *Octopus* liegt in Form des sogenannten „Wassergefässystems" vor (Abb.1*a*). Sie gliedert sich in die Abschnitte Gonadensack, Wasserkanäle und Kiemenherztaschen. Der Gonadensack steht beim Weibchen durch zwei Gonodukte mit der ventralen Mantelhöhle in Verbindung, beim Männchen ist nur der linke ausgebildet. Die Kiemenherztaschen münden durch je einen dorsalseits der Herzvorhöfe gelegenen Perikardialtrichter nahe der äusseren Nierenöffnung in die Niere (y).

Die Nieren (Abb.1*b*) stellen zwei mächtige, stets voneinander getrennte Säcke dar; sie münden durch einen den Herzvorhof übersteigenden Ureter in die ventrale Mantelhöhle. Auch die Nieren von *Octopus* stehen hinter den Venenschenkeln und vor dem Herzen (im Gegensatz zu *Loligo hinter* dem Enddarm !) miteinander in engem Kontakt. Eine Verschmelzung aber tritt entgegen der einmal geäusserten Ansicht von NAEF (1912, p. 329) nie ein. Die den Venen angelegte Nierenwand zeigt schwammige Gebilde, die sogenannten Venenanhänge (Tafel 1).

Die einzigen Hinweise über die Organogenese des Coelomsystems bei Octopoden gibt NAEF (1913, p. 427): „Bei Decapoden wie Octopoden ist das jugendliche Coelom durchaus einheitlich." In anderem Zusammenhang stellt er etwa fest, dass das Coelom bei Embryonen und jungen Larven von Octopoden stark verengt ist (1912, p. 326): „Es umschliesst das Herz nur von der Oberseite und die Kiemenherzen nur in der den Perikardialdrüsen benachbarten Partie. Der Darm bleibt völlig ausserhalb desselben. Im übrigen zeigt es dieselben topographischen Verhältnisse wie bei den jungen Stadien der Decapoden und entsteht wie bei diesen."

Die wichtigen, aber lückenhaften Kenntnisse lassen eine sorgfältige Prüfung der Organogenese besonders dringlich erscheinen.

MATERIAL UND METHODE

Die vorliegende Untersuchung basiert auf der Auswertung histologischer Präparate. Zur Verfügung standen in SUSA und nach Halmy fixierte Embryonen.

Dieses Material wurde uns durch die Zoologische Anstalt Basel zur Verfügun gestellt. Die älteren Stadien sammelten wir selbst in Banyuls-sur-mer.

Die Stadieneinteilung erfolgte aufgrund äusserer Merkmale nach NAEF.

Zum Schneiden des dotterreichen Materials hat sich die Einbettungsmethod eines Paraffin-Isopropylalkoholgemisches bestens bewährt [1].

Von den Färbungen Hämalaun/Benzopurpurin (Mayer), Masson's Trichrom und Prenant, ergab Masson ausgezeichnete Resultate [2].

Die Lage des Embryos ist wie folgt festgelegt:

Armkranz: rostral/vorn.
Mantelspitze: caudal/hinten.
Trichterseite: ventral/unten.

Da die Beschreibung nach Schnittserien leicht zu Fehlinterpretationen führt wurden für die wichtigsten Stadien Rekonstruktionen gezeichnet, die das Coelom system und die benachbarten Blutgefässe in ventraler Ansicht zeigen. Die Rekon struktionen wurden nach Schnittzeichnungen, die mit dem Zeichenspiegel ge zeichnet wurden, masstäblich richtig ausgeführt auf Millimeterpapier. Die Zahlen neben den Rekonstruktionen bezeichnen die Schnitte in den entsprechenden Abbildungen.

Im Interesse eines besseren Verständnisses der geschilderten Vorgänge is jedem Kapitel eine kurze Orientierung über die wichtigsten dem Coelom benach barten Organe und Gefässe und ihres Entwicklungsstandes vorangestellt.

---

[1] *Modifikation zur Entwässerung und Paraffineinbettung von relativ dotterreichen Mollusken embryonen:*

Embryonengrösse:		1-3 mm	3-5 mm	
Ausgangsmedium:	80% Alkohol			
	85% ,,	15′	20′	
	95% ,,	15′	30′	
	95% ,,	30′	30′	
	95% ,,	30′	60′	
	Alkohol absolut	15′	15′	
	Isopropylalkohol: Paraffin 3:1	30′	60′	im Wärmeschranl
	,, Paraffin 1:3	30′	60′	bei 58°
	sofort in Paraffin einbetten.			
Zeitdauer:		2 h 45′	4 h 35′	

[2] *Modifikation der Masson-Trichrome-Färbung für Molluskenembryonen obiger Grösse:*

1. Haematoxylin nach Weigert mit Aqua dest. verdünnt 1:1	20″
Wässern	15′
2. Xylidin-Ponceau mit Aqua dest. verdünnt 1:3	10″
in Aqua dest. spülen	
3. Phosphormolybdänsäure 1% aufgetropft	5′
in Aqua dest. spülen	
4. Bei Hochführen in 95% Alkohol mit Lichtgrün (~ 0,25%, ev. noch verdünnen) färben	1″
rasch in Alkoholreihe spülen — Xylol — Balsam.	

DARSTELLUNG DER BEFUNDE:

I. Die Einheit des Coelomsystems (Stadien X — XII)

Zwei Ansichten über die Entstehung des Coelomsystems der Cephalopoden müssen einander gegenübergestellt werden.

Faussek (1900) ist überzeugt, dass entsprechend dem späteren Zusammenhang zwischen Niere und Perikard ein primärer Zusammenhang besteht, und dass die Gonade sekundär mit dem Coelom in Verbindung tritt.

P. 118: Die schon Bobretzky bekannte Nierenhöhle ist folglich nur ein Theil einer gemeinsamen Höhle; diese besteht nämlich aus einem horizontalen Abschnitt, der von ganz hinten bis zur Ebene des Darmkanals reicht, und einem vertikalen Sack mit epithelialer Wand. Letzterer ist die Nierenanlage, der horizontale Abschnitt, mit dem er durch ein enges Rohr in Verbindung steht, die Anlage der Perikardhöhle. Eine Höhle aber, die die Nieren- und Perikardialanlagen bildet, ist als Coelomhöhle aufzufassen.

P. 212: Die Verbindung des Coeloms mit den Geschlechtsorganen muss ganz sekundär sein, und die Ursache der Lagerung und Entwicklung der Genitalzellen in der Wand des Coeloms ist leicht begreiflich: es ist eine bequeme Art der Genitalzellen nach aussen zu kommen.

Dem stehen Naefs (1909) Aussagen gegenüber; er schliesst auf eine gesonderte Entstehung und den sekundären Zusammenschluss der drei Organe.

P. 42: Das Perikard entsteht in Form paariger Spalträume im „Mesoderm".

P. 43: Die Nieren differenzieren sich etwa gleichzeitig mit dem Perikard aus dem Mesoderm in Form von soliden Anlagen, die voneinander, wie auch von denjenigen des Perikards wohl geschieden sind.

P. 43: Die Gonade wird deutlich zur Zeit des medianen Zusammentretens der Perikardanlagen und liegt dann als ein undifferenzierter Haufen heller Zellen in dem vordersten Teil des Mesenteriums.

Beide Forscher machten ihre Beobachtungen an *Loligo*.

Im Folgenden sollen die entsprechenden Vorgänge bei *Octopus vulgaris* zur Darstellung gelangen.

Der Coelomkomplex

Bluträume und Mitteldarm in den Stadien X—XII:

Stadium X: paarig angelegter Sinus posterior, der den hintersten Teil des Dottersyncytiums dorsal, caudal und ventral in weitem Kontakt mit dem Mesoderm lässt — aus dem ventralen Teil des Cephalopodiums einmündende Venenschenkel (als „Beuge" ist der Bereich vor den aufsteigenden Einmündungen in den Sinus posterior bezeichnet (Abb. 2)).

Mitteldarmanlage als Epithelspange, die den Dotter von der Ventralseite her umspannt, sich dorsal zusammenzuschliessen beginnt, seitlich die nach vorn ausgebuchteten Anlagen der Leberschläuche und ventral die erste Anlage des Tintenbeutels zeigt.

Stadium XI: Vertiefung und mediales Zusammenrücken der genannten Bluträume im Zusammenhang mit der (oval-) ringförmigen Kontraktion der Mitteldarmanlage, deren Anhänge (Leber, Tintenbeutel) sich weiter einrollen und verlängern — ventral beginnender caudaler Verschluss des Enddarmteiles.

Stadium XII: Mediales Zusammentreffen der beiden Kammern des Sinus posterior mit dem nahezu vollständigen caudalen Verschluss der Mitteldarmanlage — damit verbunden auch die Vereinigung der paarigen Ventrikelanlagen. Auftreten des Kiemenherzlumens an der Aussenseite der Venenschenkel. Anlage der Venae mesentericae seitlich der Leberschläuche.

Stadium X (Abb. 2)

Das Mesoderm, das der Mitteldarmanlage im Gebiet der Kiemenbasis anliegt, ist völlig kompakt. Auf mit Hämalaun-Benzopurpurin gefärbten Präparaten lassen sich keinerlei Anzeichen einer beginnenden Organdifferenzierung erkennen. So hat

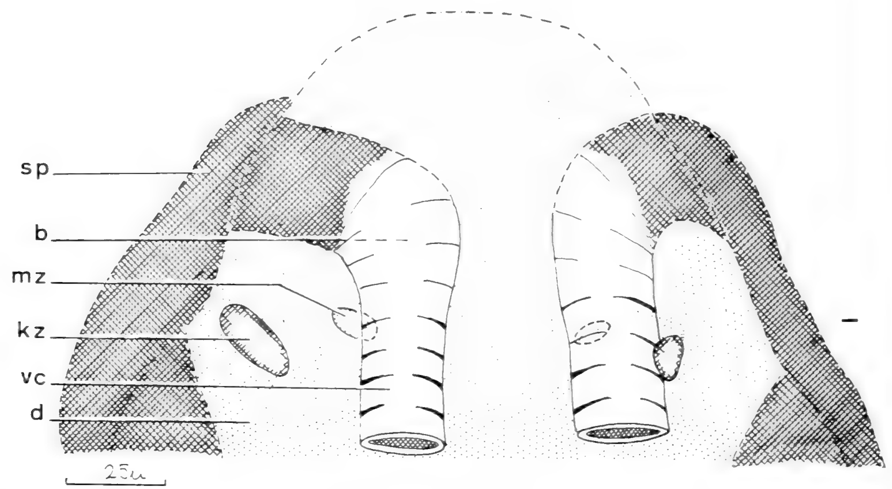


Abb. 2 (Stadium X).

Mitteldarmzone (mz) und Kiemenbasiszone (kz) stellen die ersten Anlagen von Gonade und Nieren dar. Die beginnende Differenzierung einer Verbindung zwischen den beiden Zonen ist fein punktiert (vgl. dazu Abb. 3, die Schnittlage ist in dieser Abbildung mit — bezeichnet).

auch Naef bei der Untersuchung dieses Anlagematerials bei *Loligo* im Stadium X noch keine histologische Differenzierung festzustellen vermocht. (1909, p.13: Vom Coelomsystem, d.h. Gonade, Perikard und Niere, ist noch keine Andeutung vorhanden, obwohl vollkommen klargestellt werden kann, durch Vergleich mit späteren Stadien, wo sie sich befinden müssten. Wir können höchstens, als Vorbereitung für dieselben, die Topographie des für sie bestimmten Zellenmaterials feststellen; dieselbe ist in grossen Zügen durch die Anlagen des Gefässystems gegeben).

Ganz anders erscheint diese Mesodermmasse jedoch bei Anwendung der Prenant' schen Färbemethode, indem sich aus dem strukturell völlig einheitlichen Gewebe jederseits zwei Zonen hellerer Kernfärbung hervorheben (Abb. 3). Je eine liegt der Mitteldarmanlage (zwischen Coecal- und Magenteil, s. Boletzky 1967) seitlich an (fortan als „Mitteldarmzone“ bezeichnet), je eine äussere an der Basis der Kiemenanlagen selbst („Kiemenbasiszone“). Ihre Begrenzung gegen das umliegende Mesoderm ist in den einander zugekehrten Teilen weniger scharf; hier ist eine beginnende Differenzierung einer Verbindung bereits unverkennbar.

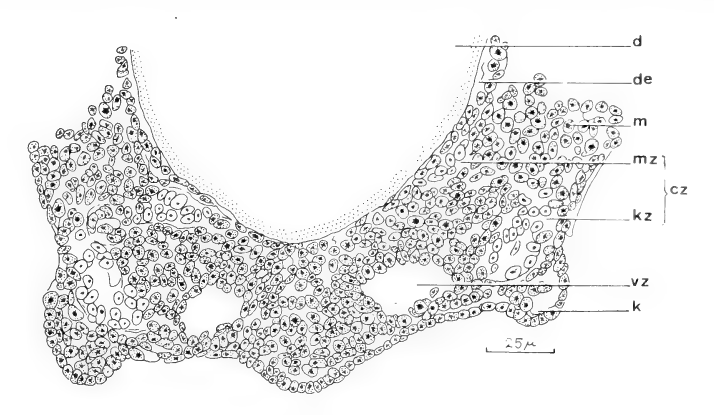


Abb. 3 (Stadium X).

Aus dem strukturell einheitlichen Gewebe (m) heben sich jederseits zwei Zonen hellerer Färbung (mz und kz) hervor, die ersten Anlagen von Gonade und Nieren (vgl. Abb. 2). Als „Coelommesoderm“ (cz) ist die Gesamtheit des Zellenmaterials der helleren Zonen bezeichnet. Der Schnitt liegt in der Ebene der späteren Renoperikardialverbindung (rpv).

Bei Anwendung der Prenant'schen Färbung finden sich diese helleren Zonen durchwegs im Stadium X. Wie wir anhand ihrer Entwicklung in den folgenden Stadien sehen werden, handelt es sich tatsächlich um Organanlagen. Schon ihr topographischer Vergleich mit den von Faussek (1900) und Naef (1909) — allerdings erst für spätere Stadien — beschriebenen Coelomanlagen lässt vermuten, dass sie die Anlagen von Niere (Kiemenbasiszone) und Gonade (Mitteldarmzone) darstellen. Der Nachweis dieser Übereinstimmung soll im Folgenden erbracht werden; dabei wird die Gesamtheit der helleren Zonen als „Coelommesoderm“ charakterisiert.

Stadium XI (Abb. 4)

Die Einengung des Dotterrandes durch die Mitteldarmanlage führt zur gegenseitigen Annäherung der Mitteldarmzonen. Gleichzeitig differenziert sich die weiter oben genannte Verbindung zwischen Mitteldarmzone und Kiemenbasiszone zum durchgehenden Strang aus. Da die Mitteldarmzonen einer stärkeren

Verlagerung unterliegen als die peripheren Kiemenbasiszonen, erfährt dieser Strang zugleich mit seiner Ausdifferenzierung auch eine Verlängerung, die noch ausgeprägter durch sein dorsales Ausweichen über dem nicht definierbaren Anlagematerial des Ventrikels erscheint. Aus dieser Knickstelle im gegen Ende des Stadiums XI durchgehend ausdifferenzierten Strang erscheint auf beiden Seiten eine caudale Ausbuchtung des helleren Zellmaterials (pdr), die den seitlichen Teilen des Sinus posterior ventral anliegt, unmittelbar vor der Einmündung der Venenschenkel. Innerhalb des gesamten nun erweiterten Coelommesoderms sind keine Unterschiede in Grösse und Färbbarkeit der Zellen zu erkennen.

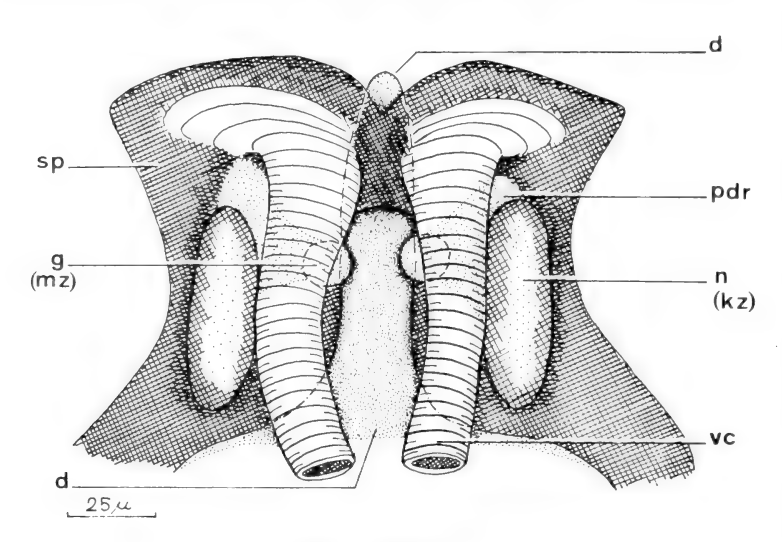


Abb. 4 (Stadium XI).

Die Verbindung zwischen Mitteldarmzone und Kiemenbasiszone differenziert sich zum durchgehenden Strang, der als caudale Ausbuchtung die erste Anlage der Perikardialdrüse zeigt. Innerhalb des nun erweiterten „Coelommesoderm" (n + g + pdr) sind keine Unterschiede in Grösse und Färbbarkeit der Zellen zu erkennen.

Stadium XII (Abb. 5)

Mit dem caudalen Verschluss der unteren Mitteldarmteile vereinigen sich die Mitteldarmzonen in der Mediane; die bisher durchwegs paarigen Coelomanlagen verschmelzen damit zum durchgehenden, jetzt auch allseitig deutlich begrenzten Strang, den wir als „Coelomkomplex" bezeichnen. Die beginnende Differenzierung vor allem der Kiemenherzen und des Ventrikels, die eine genaue Lokalisierung aller Coelomteile erlauben, lassen uns rückblickend in den verschiedenen Zonen des Coelommesoderms die Anlage folgender Organe erkennen (vgl. Abb. 5 und Abb. 6):

— in den Kiemenbasiszonen die Nierenanlagen (n),
— in den Mitteldarmzonen die Gonadenanlagen (g),

— in den Verbindungssträngen auf beiden Seiten die Perikardanlagen; das Perikardlumen tritt eben auf (plu).
— in deren caudalen Ausbuchtungen die Anlagen der Perikardialdrüsen (pdr).

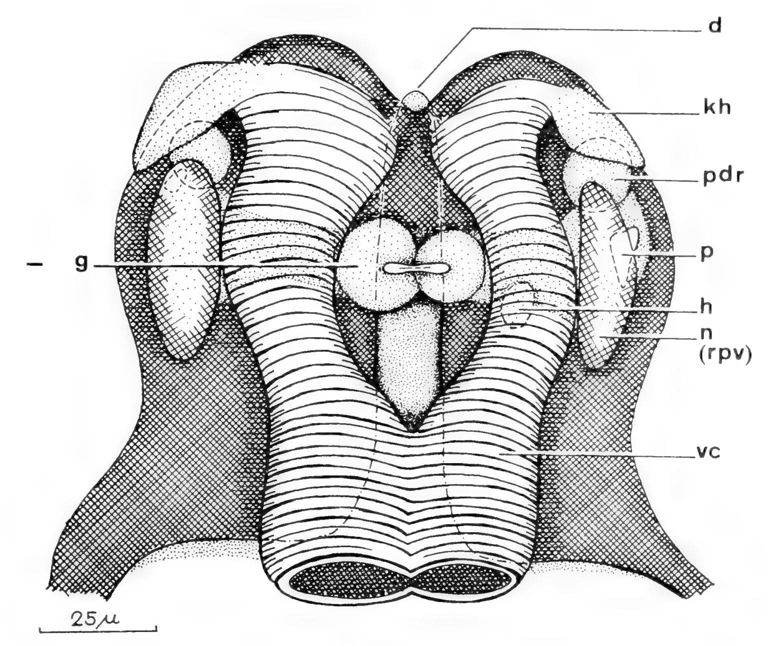


ABB. 5 (Stadium XII).

Der Coelomkomplex. Er stellt die Gesamtheit des als Coelommesoderm bezeichneten Zellenmaterials dar. Es lassen sich die folgenden Bezirke unterscheiden: Anlagen der Nieren, der Gonade, des Perikards, der Perikardialdrüsen. Als Renoperikardialverbindung (rpv) ist ein nicht klar abzugrenzender Bereich zwischen Nieren- und Perikardanlagen bezeichnet. Sie stellt den primären Zusammenhang zwischen den beiden Organen dar.
Die Mitteldarmzonen verschmelzen zur unpaaren Gonade (die ursprüngliche Paarigkeit lässt sich aber weiterhin erkennen; vgl. Abb. 6, 7, 8, 9).
Die Nierenanlage als lateraler Teil des Coelomkomplexes wächst aus der Ebene der Renoperikardialverbindung entlang der Venenschenkel rostralwärts und caudalwärts aus.

Ein vorerst nicht klar abzugrenzender Bereich zwischen Nieren- und Perikardanlage wird uns als Renoperikardialverbindung (rpv) (p. 742 und p. 751) beschäftigen.

Die bisher geschilderte Entwicklung zeigt klar:

— die Paarigkeit in der Anlage aller Coelomteile,
— den schon früh erscheinenden Zusammenhang der paarigen Anlagen der verschiedenen Coelomteile untereinander — die also primäre Zugehörigkeit aller genannten Teile zum Coelomsystem im Zustand eines massiven Coelomkomplexes,

— das erst sekundäre Zustandekommen einer (wenn auch relativ früh) unpaaren Gonade.

In diesem Rahmen aber beschäftigt uns nicht der vergleichend-morphologische Wert der Einheitlichkeit des Coelomkomplexes, vielmehr seine Bedeutung als Ausgangsbasis für den im folgenden beschriebenen Entwicklungsgang.

II. Die Ausgestaltung des Coelomkomplexes (Stadien XII-XV)

Stadium XIII: Lumenausweitung des Ventrikels mit seiner rechts am Mitteldarm aufsteigenden Anlage der Aorta cephalica und der hinter dem Enddarm absteigenden Wurzel der Aorta posterior. Vordringen des Kiemenherzlumens in der Kiemenbasis und Ausbildung der Herzvorhöfe (Kiemenvenen). Mediale Vereinigung der Leberschläuche unter Einschluss des Tintenbeutelendes.

Stadium XIV: Unterbrechung der Verbindung der Venenschenkel mit dem Sinus posterior. Erweiterung der Venae mesentericae (Peritonealtuben). Andauernde Verlängerung des Visceralkomplexes.

Stadium XV: „Verdrängung" des rechten Venenschenkels. Allmähliche linksseitige Verlagerung des Magens. Beginnende Einwärtsverlagerung der äusseren Dottersackmenge.

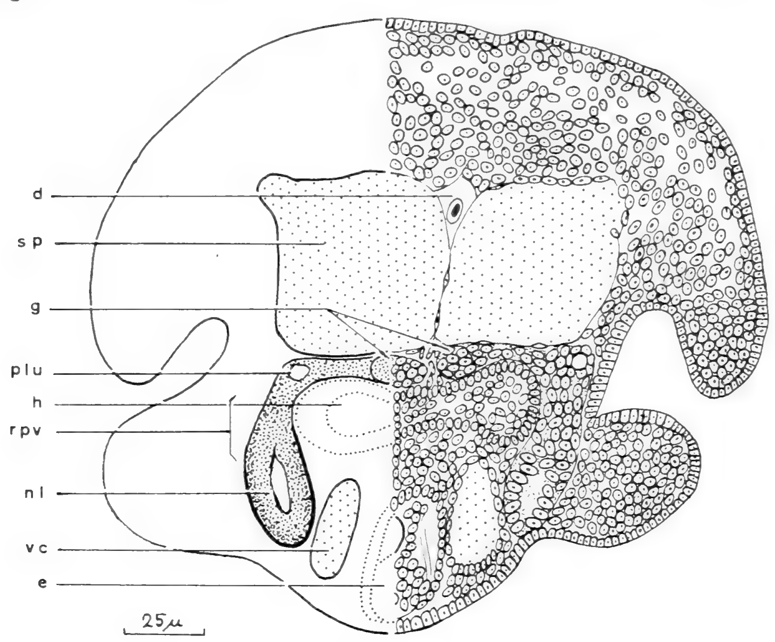


Abb. 6 (Stadium XII).

Die Schnittlage ist in Abb. 5 mit — bezeichnet. Das Perikardlumen (plu) erscheint paarig im „Coelommesoderm" (in der schematischen Hälfte eng punktiert). Das Auftreten des Nierenlumens (nl) wird vorbereitet durch epitheliale Anordnung der Zellen im lateralen Teil des Coelomkomplexes.

Die Renoperikardialverbindung enthält die Anlagen von Ureter und Perikardialtrichter.

Die Ausgestaltung des Coelomkomplexes ist vom Beginn des Stadiums XII an durch das rasche Auswachsen von Niere und Perikard geprägt. Während das Perikard durch Vergrösserung der lateralen Bläschen (Abb. 6: plu) im Coelom-mesoderm an Volumen zunimmt, streckt sich die Nierenanlage auf jeder Seite zuerst aus ihrer lateralen, mit der Perikardanlage zusammenhängenden Zone an der Aussenseite der Venenschenkel nach hinten. Das Auftreten des Nierenlumens wird durch epitheliale Anordnung der Zellen vorbereitet (vgl. Abb. 3: kz und Abb. 6: nl).

1. Das Perikard

a) Die Ausbildung des Perikardlumens.

Auf jeder Seite im lateralen Bereich des Coelomstranges erscheint ein Lumen von der Grösse einer Zelle. Seine Lage an der Umbiegungsstelle des Stranges bezeichnet gleichzeitig das Anlagematerial der Perikardialdrüsen (p. 745). Die beträchtliche Vergrösserung dieser ersten frühen Perikardhöhlen und ihre gegenseitige Annäherung im Stadium XIII bereitet die Verschmelzung zur einheitlichen definitiven Perikardhöhle im Stadium XIII—XIV vor.

Bis ins Stadium XIII stehen die Venenschenkel in weiter Verbindung zum Sinus posterior. In der „Beuge" dieser Einmündungen liegen die Mesodermkomplexe von Perikard- und Ventrikelanlage. Die mediocaudalwärts vordringenden Perikardlumina lösen nun im Laufe des Stadiums XIII den Ventrikel aus seiner Verbindung mit dem umliegenden Mesoderm und unterbrechen schliesslich — nach ihrer medianen Verschmelzung — die caudalen Verbindungen der Venenschenkel zum Sinus posterior.

Die Rekonstruktion eines Stadiums XIII (Abb. 7) zeigt diese Entwicklung in vollem Gang. Zwischen Sinus posterior und Perikardialdrüse hat sich das Lumen jederseits als noch verhältnismässig schmale Spalte caudalwärts vorgeschoben (Abb. 8: 1—4) und strebt in zwei Ausläufern über (in Richtung Gonadenanlage) beziehungsweise unter (in Richtung Aorta posterior) dem Ventrikel gegen die Mediane (Abb. 8:2,3:plu). Im folgenden schiebt sich das Perikardlumen auch an der Hinterseite des Ventrikels medialwärts vor, so dass die endgültige Verschmelzung im Stadium XIII—XIV durch Auflösung des verbliebenen Mesocardiums auf seiner ganzen Länge (d.h. zwischen Wurzel der Aorta posterior und Gonadenanlage) erfolgt.

Damit liegt im Stadium XIV die unpaare Perikardhöhle vor (Abb. 9, vgl. dazu Abb. 10), die keinerlei Unterteilung mehr aufweist. Sie bleibt bis ins Stadium XVI im wesentlichen unverändert. Sie umschliesst von hinten her den Ventrikel (1); seitlich reicht sie bis an die Einmündungsstelle der Vorhöfe (3), weicht auf der Dorsalseite, wo sie durch ihre räumliche Erweiterung den Sinus posterior einengt, hinter die Gonadenanlage zurück; auf der Ventralseite umschliesst die

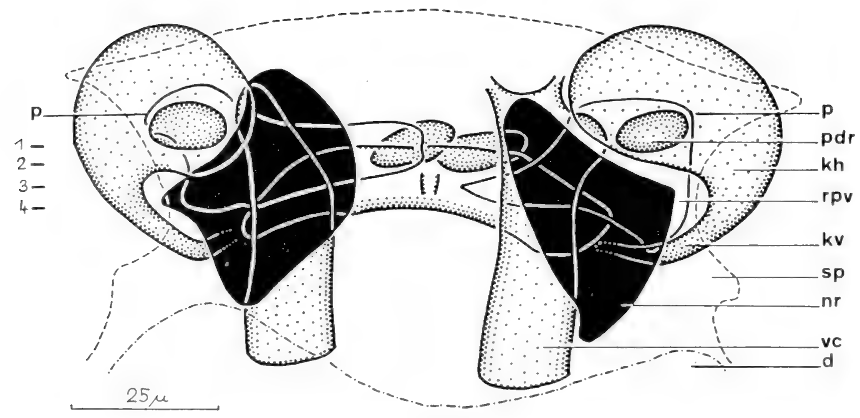


Abb. 7 (Stadium XIII).

Die paarigen Perikardlumina dringen mediocaudalwärts vor (vgl. auch Abb. 8: plu) und lösen den Ventrikel aus seiner Verbindung mit dem umliegenden Mesoderm. Entlang der Venenschenkel dehnen sich die Nieren weiter aus: nach vorn gegen die Gabelungsstelle der Venenschenkel, nach hinten gegen die Mündungsstellen der Venenschenkel in den Sinus posterior. Das Anlagematerial für Perikardialtrichter und Ureter (rpv) liegt jetzt auf beiden Seiten zwischen der Einmündungsstelle der Venenschenkel ins Kiemenherz und der Kiemenvene. Das Vordringen des Perikardlumens bringt eine deutlichere Abgrenzung der Gonade und der Perikardialdrüsen innerhalb des Coelomsystems.

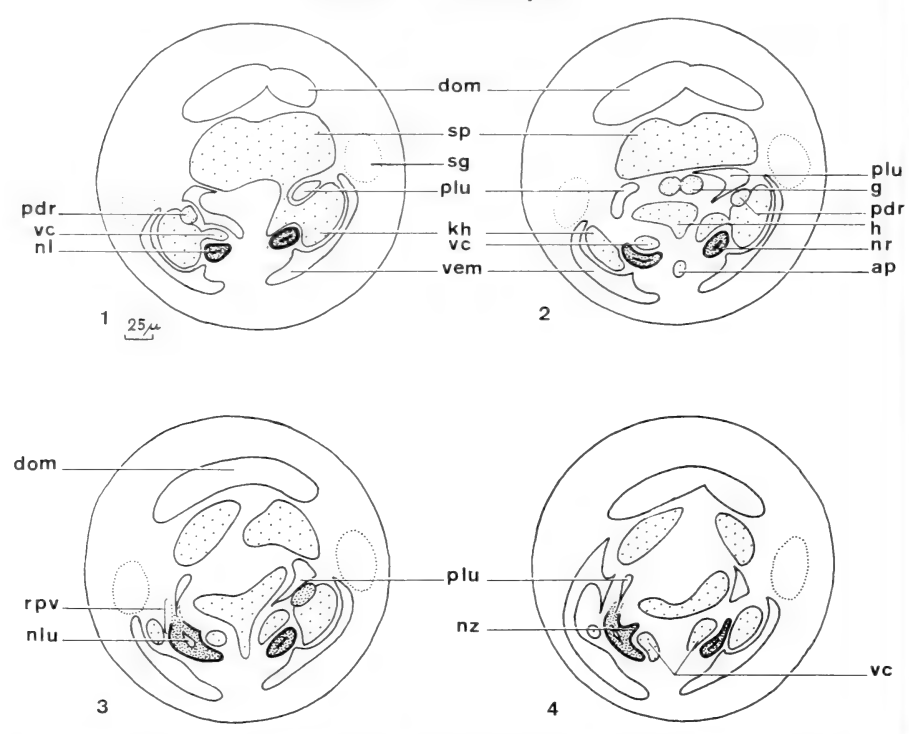


Abb. 8 (Stadium XIII).

Das Perikardlumen (plu) strebt in zwei Ausläufern gegen die Mediane vor: in Schnitt 2: in Richtung Gonadenanlage, in Schnitt 3: in Richtung Aorta posterior (p in Abb. 7 zeigt das Entsprechende).

Das Nierenlumen erscheint als feine Spalte. Vor der Kiemenvene tritt ein Nierenzipfel (nz) in Beziehung mit der Vena mesenterica. Er stellt die erste Anlage der später mächtigen Nierenausdehnung vor dem Herzen dar (vgl. Abb. 10 und Abb. 16), die sinus anteriores nach Naef.

Perikardhöhle noch halbwegs die Wurzel der Aorta posterior (2). Ebenso wölbt sich auch die Wurzel der Aorta cephalica ins Perikardlumen vor (2). Die Perikardialdrüsen schliesslich ragen als rundliche Erhebungen in die Perikardhöhle. Caudal dehnt sich das Perikard bis unter die Innenwand der Mantelhöhle aus. Auf den Kontakt des Perikards mit der Niere hinter den Venenschenkeln (1), der für die weitere Ausgestaltung der Leibeshöhle in späteren Stadien bedeutsam

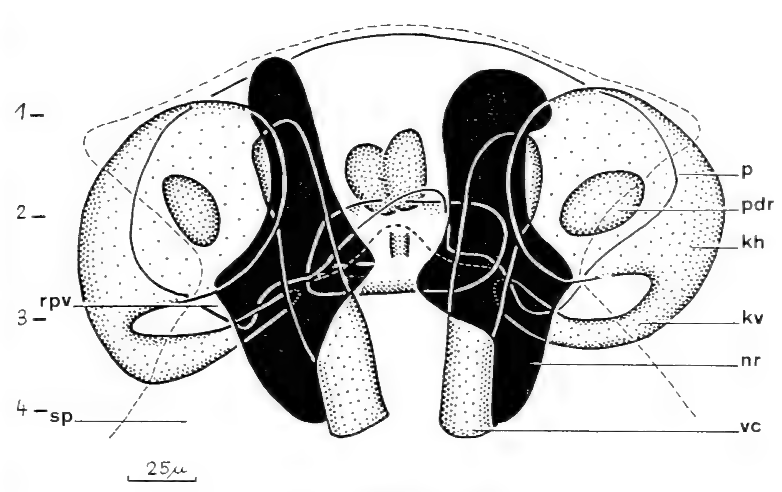


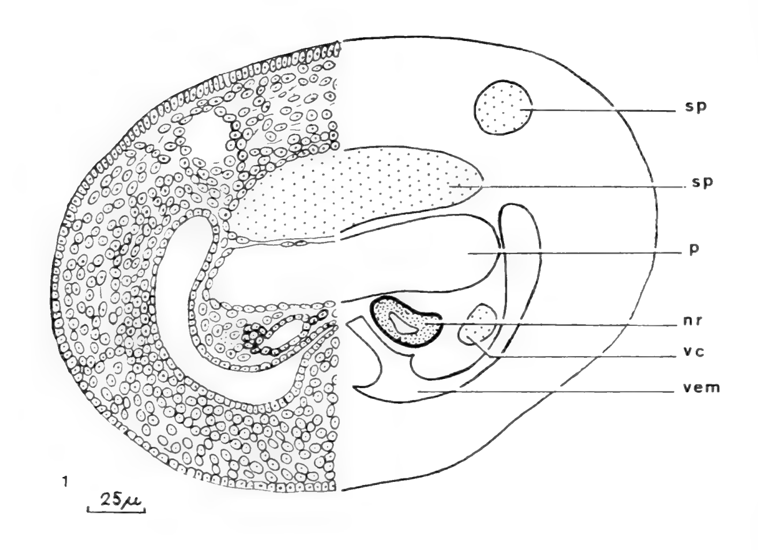
Abb. 9 (Stadium XIV).

Die Perikardlumina verschmelzen zur unpaaren Perikardhöhle, die keinerlei Unterteilung mehr aufweist (p).
Die Nieren schieben sich caudalwärts über die Venenschenkel und treten nach der Abschnürung der Venenschenkelmündungen in den Sinus posterior in Kontakt mit der Perikardwand. Das Hinterende des Visceralkomplexes wird erfüllt von den Nieren und dem Perikard. Rostral rücken die Nierensäcke vor die Gabelungsstelle der Venenschenkel, zugleich nähern sie sich einander in der Mediane ventral der Venenschenkel.

ist, kommen wir zurück (p. 741). Die Ausbildung der Perikardhöhle vor den Perikardialdrüsen, im Bereich der distalen Teile der Herzvorhöfe (3), wird bei der Beschreibung der Renoperikardialverbindung zu behandeln sein (p. 742).

b) Die Ausdifferenzierung des Coelothels.

Bereits von Naef (1909, p. 20) wurde anhand der Entwicklung von *Loligo vulgaris* festgestellt, dass die epitheliale Auskleidung des Perikards durch Differenzierung der umliegenden Mesodermzellen zustande kommt. Diese Differenzierung ist dadurch gekennzeichnet, dass sich das Coelothel zuerst in jenen Teilen des Perikards ausbildet, die infolge der Lumenentwicklung einen endgültigen Stand hinsichtlich ihrer Lage und relativen Ausdehnung gegenüber den umliegenden Organen erreicht haben. So tritt ein eigentliches Coelothel zuerst in den seit-



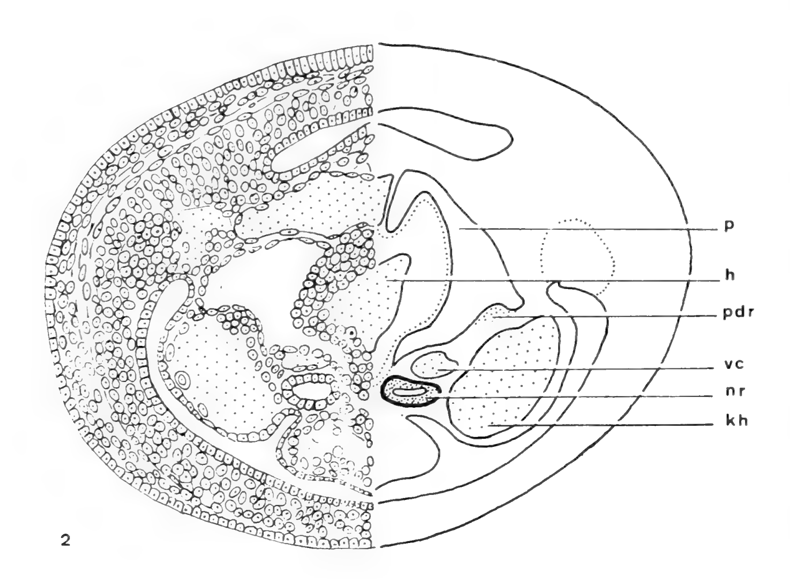


ABB. 10 (Stadium XIV).

1 und 2: Kontakt zwischen Nierenwand und Perikardwand hinter den Venenschenkeln.

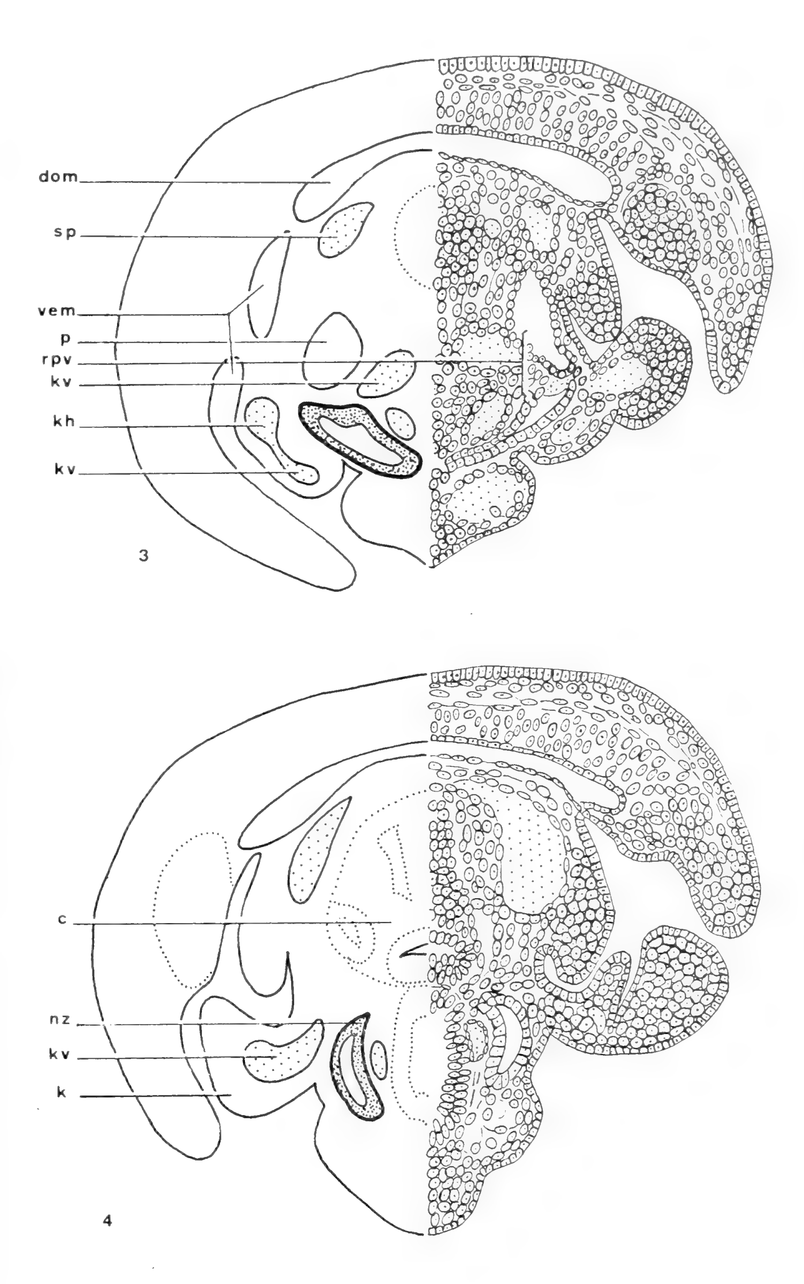


ABB. 10 (Stadium XIV).

3: Zone der Renoperikardialverbindung. 4: Zone des Nierenzipfels (nz). Die das Perikardlumen begrenzenden Mesodermzellen differenzieren sich zu einem Coelothel mit stark abgeflachten Kernen. Die Zellen der Nieren, die den Venen anliegen, differenzieren sich zu hohen zylindrischen Zellen, während sich die Kerne der Zellen der Nierenaussenwand abzuflachen beginnen.

lichen Teilen der Perikardhöhle auf, die einerseits durch die Aussenwand des Visceralkomplexes (Innenwand der Mantelhöhle), andererseits durch den Sinus posterior begrenzt sind. Interessanterweise sind dies auch die ontogenetisch ältesten Teile des Perikardlumens.

Die Abfolge dieses Differenzierungsganges können wir den Schnitten von einem Stadium XIV entnehmen (Abb. 10), in dem weitgehend ausgebildete Partien neben noch völlig undifferenzierten vorliegen. Ausgehend von den undifferenzierten Zellen des Coelommesoderms, wie sie noch in der Renoperikardialverbindung (3) und um den hintersten Teil des Ventrikels vorhanden sind, finden wir etwa entlang der seitlichen Teile des Ventrikels rundliche Mesodermzellen in epithelialer Anordnung (2). Leicht abgeflacht sind die Wandzellen im Überzug der Perikardialdrüsen (2). Stark abgeflachte, auseinanderweichende Kerne finden wir entlang dem Sinus posterior (1 und 2). Im Laufe des Stadiums XV vollendet sich diese Differenzierung zum eigentlichen Coelothel, wie wir ihm später (p. 750) wieder begegnen werden. Dann liegen die stark abgeflachten Kerne weit auseinander.

2. Die Nieren

a) *Die topographische Entwicklung der Nierensäcke.*

Wie wir weiter oben (p. 732 f) ausgeführt haben, besteht auch bei *Octopus* — den Aussagen Faussek's über *Loligo* (p. 729) im wesentlichen entsprechend — ein primärer Zusammenhang zwischen Perikard- und Nierenanlage. Im Anschluss an die Beschreibung der Perikardentwicklung soll uns daher im folgenden das Auswachsen der distalen Teile des Coelomkomplexes beschäftigen, die wir in ihrer ersten Erscheinungsform als Kiemenbasiszonen (p. 731) bezeichnet haben (Abb. 2, Abb. 3). Das Auswachsen dieser Anlagen steht in engem Zusammenhang mit der Ausgestaltung der unmittelbar benachbarten Venenschenkel. Im Verlaufe des Stadiums XII streckt sich dieser seitliche Abschnitt (Abb. 5: n, vgl. Abb. 6) an der Aussenseite der Venenschenkel einerseits caudalwärts und endet vorerst unter der frühen Kiemenherzanlage, andererseits auch als leichte Ausbuchtung rostralwärts. Das Anlagematerial der Niere lässt schon früh (Zustand der Kiemenbasiszone) eine deutliche epitheliale Anordnung erkennen, indem die distale Lagerung der Kerne in der soliden einschichtigen Wandung die spätere Lumenbildung andeutet.

Das Stadium XIII (Abb. 7, Abb. 8) bringt gleichzeitig mit der von den ursprünglichen Teilen (Abb. 8: 3, 4 links) ausgehenden Lumenbildung eine weitere Ausdehnung der Nierenkomplexe an der Seite der Venenschenkel. Lässt sich caudal noch kaum eine wesentliche Veränderung erkennen, so zieht sich der vordere Teil zuerst als feiner Zipfel aufwärts an die Oberseite des Venenschenkels vor der

Kiemenvene (4, vgl. auch Abb. 11), tritt dadurch mit der unmittelbar davor liegenden Vena mesenterica in Beziehung und folgt dann wieder der Aussenseite des Venenschenkels gegen die Gabelungsstelle der Vena cephalica.

Das Material der ursprünglichen Verbindung von Perikard und Niere (Renoperikardialverbindung p. 733) liegt vor der Einmündung der Venenschenkel ins Kiemenherz und hinter der Kiemenvene (Abb. 8: zw. 1 links, resp. 2 rechts und 4). Das Lumen in Form einer feinen Spalte ist vorerst auf diesen Abschnitt beschränkt.

Im Stadium XIV (Abb. 9, Abb. 10) tritt nun der caudale Teil der Nierenanlagen, der bereits eine kleine Höhlung aufweist, nach der Abschnürung der Venenschenkelmündungen in den Sinus posterior, mit dem nun stark erweiterten Perikard in Kontakt (1). Gleichzeitig bahnt sich (durch die Lumenvergrösserung) die mediale Annäherung der Nierensäcke unter den Venenschenkeln an (2). Damit erweitert sich die Kontaktfläche zwischen Niere und Perikard bis an die Wurzel der Aorta posterior.

Das Stadium XV ist von einer allgemeinen Volumenvergrösserung der Nieren beherrscht. Dabei stossen vorerst die unteren Teile der Nierensäcke unter dem Perikard in der Mediane zusammen. Caudal wölben sie sich weit über die Hintergrenze des Venenkomplexes aus und erfüllen zusammen mit dem Perikard das Ende des sich verlängernden Visceralkomplexes. Seit dem Stadium XIV hat sich das Lumen in alle Teile der Nieren ausgedehnt, so vor allem auch in jenen den Venae mesentericae von hinten anliegenden Zipfeln, die sich gleichzeitig dorsomedialwärts verlängert haben und mit Ventrikel und Perikard in Kontakt getreten sind (vgl. Abb. 10: 3 und 4). Diese Nierenausbuchtungen finden ihre entsprechenden Gebilde bei den Decapoden in den sogenannten Sinus anteriores (NAEF 1912, p. 438). Auch an der Aussenseite der Mesenterialvenen reichen die Nieren nun weit dorsalwärts, stossen vor ihnen an das Hepatopankreas und reichen rostral über die Gabelungsstelle der Hohlvene hinaus. Sie nähern sich schon auf der Höhe der Venenschenkel ventral einander an und legen sich unter dem unpaaren Hohlvenenteil vollends aneinander. Mit der „Verdrängung" des rechten Venenschenkels durch den Enddarm (BOLETZKY 1968) bleibt der rechte Nierensack in seinem Wachstum bedeutend zurück und reicht bereits im Stadium XVI viel weniger weit rostralwärts als der linke (vgl. Abb. 15). Dieser Zustand bleibt bis ans Ende des Embryonallebens bestehen.

b) *Die Differenzierung des Nierenepithels.*

Die frühe Nierenanlage besteht aus einer einfachen Zellage, die vor dem Auftreten eines Lumens, noch gewissermassen in sich verschmolzen, eine doppelte Zellschicht bildet (Abb. 6: nl). Die Differenzierung in die völlig verschiedenen Epitheltypen von Harnsackwand und Venenanhängen setzt erst einige Zeit nach Ausbildung des Nierenlumens ein. In den Stadien XIII und XIV (Abb. 8, Abb. 10, vgl. auch Abb. 11, Abb. 12) ordnen sich die den Venen zugekehrten

Zellen deutlicher epithelartig an und die Zellen der übrigen Teile beginnen sich etwas abzuflachen.

Erst im Stadium XV, in dessen Verlauf das Lumen auch in die äussersten Teile der Anlage vorgedrungen ist, flachen sich die Zellen in den äusseren Partien der Nierensäcke (den als Harnsäcke zu bezeichnenden Teilen) sehr stark ab, während die den Venenwandungen direkt anliegende epitheliale Schicht ein dichtes hohes Zylinderepithel darstellt, das sich bis in die spätesten Embryonalstadien kaum verändert (p. 750). Schon im Stadium XVI ist das Harnsackepithel sehr stark abgeflacht, wobei der Übergang der beiden Epitheltypen nicht scharf gegeneinander abzugrenzen ist.

3. Die Renoperikardialverbindung

Ausgehend von dem massiven Coelomkomplex im Stadium XII wenden wir uns der Renoperikardialverbindung zu (p. 733), die die Anlagen von Ureter und Perikardialtrichter enthält.

Im Zusammenhang mit der Lumenbildung in Perikard und Niere stösst aus jedem dieser Organe im Stadium XIII (Abb. 8: 3,4) eine feine Spalte vor (Abb. 11). Dass es sich hier um eine dem Renoperikardialgang der Decapoden (FAUSSEK 1900, NAEF 1909; 1912 p. 330) entsprechende Bildung handelt, unterliegt keinem Zweifel. Hinsichtlich seiner Entwicklung bei *Octopus* muss aber mit allem Nachdruck hervorgehoben werden, dass erst in spätester Zeit des Embryonallebens der Durchbruch zu einem offenen Kanal erfolgt (p. 752). Wir legen auf diesen Umstand deshalb besonderes Gewicht, weil NAEF (1912, p. 330) in seiner vergleichenden Studie über die Morphologie des Coelomsystems de facto seinen Irrtum hinsichtlich der eingangs erwähnten Ausbildung einer primären Verbindung zwischen Perikard und Niere, wie sie von FAUSSEK beschrieben worden war (p. 729), zugibt (ohne indessen seine unberechtigten Ausfälle gegen FAUSSEK zu revidieren). Er erkennt eine freie Kommunikation zwischen Niere und Perikard ohne offene Verbindung mit der Mantelhöhle, während des späten Embryonallebens gleichzeitig aber auch den Octopoden zu.

Im Stadium XIV (Abb. 10: 3 rechts) erweitert sich die aus der Perikardhöhle hervorgehende Spalte zu einem kurzen Divertikel (Abb. 12), der von einem kubischen Epithel umgeben ist, zur Anlage des Perikardialtrichters. Damit ist das ventral anschliessende, noch nicht weiter differenzierte Material der Renoperikardialverbindung als Anlage des Ureters definiert; sein unscharf begrenztes Lumen reicht vorerst nicht bis in seinen obersten, an den Perikardialtrichter anschliessenden Teil, der dem Herzvorhof dorsocaudal anliegt. Im Gegensatz zur relativ frühen Ausdifferenzierung des Perikardialtrichters setzt die Ausgestaltung des (von jenem jetzt immer klar unterschiedenen) Ureters erst im Stadium XVI deutlicher ein (p. 752).

Bereits im Stadium XV schiebt sich der (sich verlängernde) Perikardialtrichter auf die Oberseite des Vorhofes, nähert sich damit auch dem Ektoderm der Mantelhöhle und zieht die Ureteranlage gewissermassen nach, in der das Lumen gleichzeitig weiter dorsalwärts vorstösst.

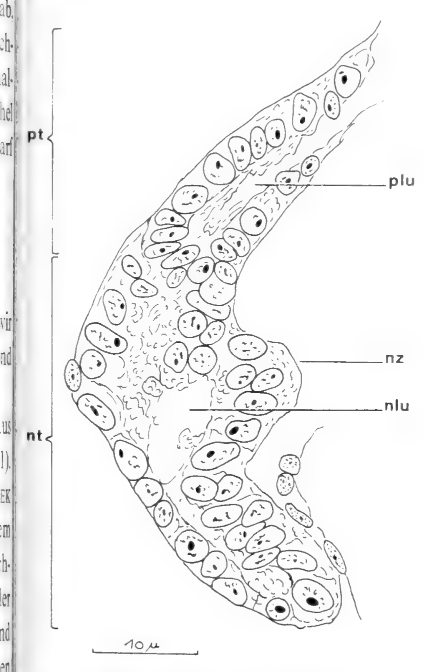


Abb. 11 (Stadium XIII).

Aus dem Perikardteil (pt) wie aus dem Nierenteil (nt) stösst eine Spalte vor. Es handelt sich um eine dem Renoperikardialgang der Decapoden entsprechende Bildung. In spätester Zeit des Embryonallebens erfolgt der Durchbruch. (Die Abb. ist Schnitt 3 in Abb. 8 entnommen.)

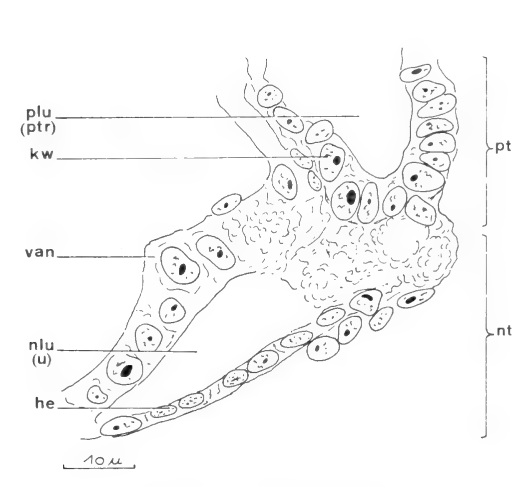


Abb. 12 (Stadium XIV).

Das Lumen des Perikardteils erweitert sich zum kurzen Divertikel, dem Perikardialtrichter (ptr). Damit ist das ventral anschliessende Material des Nierenteils als Ureter definiert. (Die Abb. ist Schnitt 3 in Abb. 10 entnommen.

Daraus ergibt sich also, dass der Perikardialtrichter in seiner Ausbildung und topographischen Verschiebung dem Ureter vorangeht. Hinsichtlich seiner histologischen Differenzierung sei indessen darauf hingewiesen, dass sein kubisches Epithel nicht aus einer Neudifferenzierung hervorgeht. Vielmehr bleibt (im Gegensatz zum weiter oben beschriebenen, schliesslich ganz ausgeflachten Coelothel) die ursprünglich massive Struktur bestehen.

4. Die Gonade

Das Anlagematerial der Gonade ist in der paarigen Mitteldarmzone enthalten (p. 731) und wird im Stadium X sichtbar. Im Stadium XII (Abb. 5, Abb. 6),

wenn die genannten Zonen sich hinter dem Mitteldarm vereinigen, ist der Zusammenhang der Gonadenanlagen mit dem übrigen Coelomkomplex bereits deutlich und zeigt, dass die Gonade nicht erst nachträglich mit dem Perikard in Beziehung tritt, wie FAUSSEK dies für *Loligo* gesichert hält (p. 729).

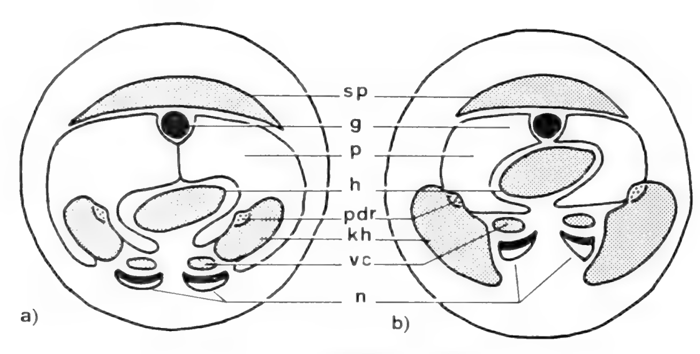


ABB. 13 (Stadium XIV).

a) bei *Loligo* rückt die Gonade im Laufe der Embryonalentwicklung dorsalwärts von Magen und Ventrikel weg. *b)* bei *Octopus* bleibt die Gonade auch nach der Vereinigung der Perikardhöhlen mit dem Ventrikel in Verbindung. (*Loligo* nach einer Zeichnung von NAEF schematisiert.)

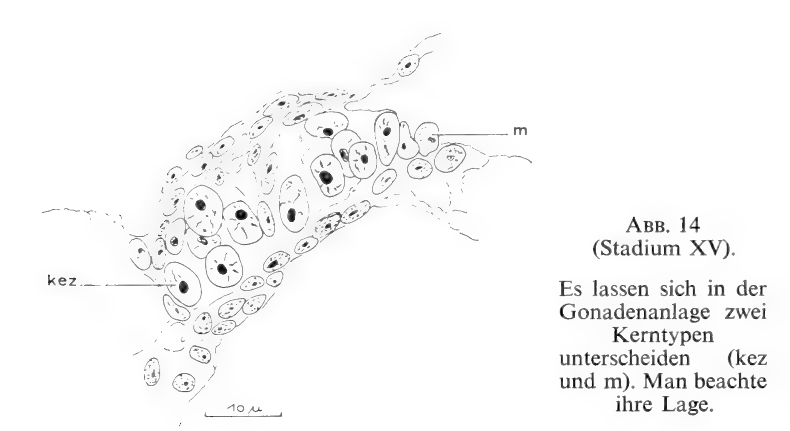


ABB. 14 (Stadium XV).

Es lassen sich in der Gonadenanlage zwei Kerntypen unterscheiden (kez und m). Man beachte ihre Lage.

Der Zeitpunkt, den NAEF (1909) für das Auftreten der Gonade bei *Loligo* angibt, zu dem nämlich die Perikardhöhlen median zusammenstossen, bringt bei *Octopus* lediglich eine deutlichere Abgrenzung der Anlage innerhalb des Coelomkomplexes. Sie liegt nun als einheitliches Gebilde, dessen Zellanordnung aber die ursprüngliche Paarigkeit noch klar erkennen lässt (Abb.7, Abb. 9), an der Oberseite des Ventrikels dem Sinus posterior an (Abb. 8). Vorn schliesst das den Magen umgebende Mesoderm unmittelbar an. Diese Verbindung zu Ventrikel und Mitteldarmkomplex bleibt auch nach der Vereinigung der Perikardhöhlen im Stadium

XIV (Abb. 13) erhalten — im Gegensatz zu der für *Loligo* beschriebenen Entwicklung, in deren Verlauf die Gonadenanlage bei der Verschmelzung der Perikardhöhlen von Herz und Magen dorsalwärts wegrückt. Bis zum Ende des Embryonallebens bleibt die Gonade histologisch weitgehend unverändert. In der Gonadenanlage eines Stadium XV (Abb. 14) lassen sich indessen bereits zwei Kerntypen unterscheiden: grössere, chromatinarme Kerne scheinen die späteren Keimzellen zu repräsentieren, während die etwas kleineren, vorwiegend peripher gelegenen Kerne, denen des übrigen Mesoderms ähnlich sind und den eigentlichen Gonadenkörper bilden.

5. Die Perikardialdrüsen

Die Anlagen der Perikardialdrüsen erscheinen im Stadium XI (p. 732). Aussehen und Lage beweisen ihre direkte Zugehörigkeit zum Coelomkomplex (Abb. 5). Sie liegen den Kiemenherzanlagen dorsal an; von den rostral anschliessenden Perikardteilen sind sie nicht scharf abzugrenzen. Erst die Ausweitung des Perikardlumens lässt diese Drüsenanlagen als kugelige Zellhaufen klar erkennen (Abb. 7, Abb. 9, Abb. 8: 1, 2 und Abb. 10: 2). Gegen Ende des Stadiums XIII beginnen sie sich in die Perikardhöhle vorzuwölben, indem sich das Coelothel, dessen Zellen sich allmählich abflachen, den rundlichen Erhebungen anschliesst (p. 740). Ihre histologische Differenzierung setzt im Stadium XIV—XV mit einer geringen Auflockerung der Zellen ein. (Die Kerne selber bleiben unverändert.) Gleichzeitig beginnt das Lumen des Kiemenherzens in die Drüsenanlage vorzudringen. Damit ist die Ausgangslage für die entscheidenden Veränderungen in den folgenden Stadien (p. 755) gegeben.

III. Das Coelomsystem in den späteren Embryonalstadien (Stadien XVI — [1])

Stadien XVI—XVII: Mächtiger innerer Dottersack engt die Organe in ihrer Ausdehnung ein.

Stadien XVIII— :* Allmähliche Reduktion der inneren Dottermenge.

Die späteren Embryonalstadien bringen die zunehmende Ausdifferenzierung der Organe, die mächtige Erweiterung der Nierensäcke, die beginnende Gliederung des Perikards und das Auftreten der Gonodukte.

[1] Der Schlüpfmoment und damit der Beginn der postembryonalen Phase ist nicht genau festgelegt (vgl. Mangold 1963, 1966 und Fioroni 1964).

1. Die „Reduktion" des Perikards

Stadium XIV (Abb. 9) zeigte das Perikard in seiner grössten relativen Ausdehnung (p. 735). Ausser der paarigen primären Renoperikardialverbindung, die sich zu Ureter und Perikardialtrichter differenziert (p. 742), besteht kein eigentlicher Zusammenhang zwischen der einheitlichen Perikardhöhle und den paarigen Nierensäcken; deren Wandungen stehen jedoch miteinander in Kontakt — einerseits caudal der Venenschenkel, andererseits über den Herzvorhöfen, also seitlich des Ventrikels (p. 741).

Für den im Stadium XVI einsetzenden Prozess, der als « Reduktion zu den Wasserkanälen » (Naef 1912, p. 326; 1913, p. 430) den schon den ältesten Autoren bekannten Adultzustand (vgl. Abb. 1a) herbeiführt, dienen uns diese Kontaktstellen zur Orientierung bei der Beschreibung dieser Entwicklung.

Sie ist vor allem durch eine zunehmende Dominanz der Niere gekennzeichnet. Die Reduktion des Perikards, die daraus resultiert, lässt sich am besten durch die Beschreibung der Nierenerweiterung zeigen. Aus Gründen der Uebersichtlichkeit gliedern wir den Nierenkomplex — der Lage der oben genannten Kontaktstellen entsprechend — in einen vorderen und einen hinteren Abschnitt.

a) *Der hintere Nierenabschnitt*
(hinter den Venenschenkeln).

In ihrem Verlauf, ventral der Venenschenkel und über deren Bifurkationsstelle hinaus entlang der Vena cephalica, zeigen die Nierensäcke keine Veränderung. In der Mediane sind sie im Stadium XV an der Wurzel der Aorta posterior zusammengetroffen (die gemeinsame „Naht" im ventralen Mantelseptum) und dehnen sich nun gegen vorn und hinten gewaltig aus. Die Spitze des linken Nierensackes erstreckt sich rostral weiter gegen die Aftergegend, während der rechte merklich zurückbleibt (p. 741) und in seinem dem Enddarm anliegenden Teil ein kubisches Epithel ausdifferenziert (p. 751). Die Nierenabschnitte, die sich zwischen der Mündungsstelle der Hohlvenenschenkel ins Kiemenherz und der Bifurkationsstelle derselben caudalwärts über den Venenkomplex erhoben haben und im Stadium XV (p. 741) mit dem Perikard das Hinterende des Visceralkomplexes bildeten, verdrängen durch ihre Ausweitung das Perikardlumen in den seitlich hinter dem Ventrikel gelegenen Teilen in charakteristischer Weise:

Im Stadium XVI (Abb. 15) sind die Nieren caudal der Aorta posterior und ventral des Herzens einerseits in der Mediane völlig zusammengetroffen, andererseits schieben sie sich entlang der Innenfläche der Kiemenherzen dorsalwärts hinter die lateralen Partien des Perikards vor. Das folgende Stadium zeigt zwei mächtige Nierenkuppen, die ihre mediane Kontaktfläche dorsalwärts vergrössern und auch lateral entsprechend vordringen. Damit wird die Perikardhöhle von seitlich hinten her „in die Zange" genommen und das Lumen um den Ventrikel

eingeengt (Abb. 15: zwischen x und Pfeil). Im Stadium XVIII haben die Nierenkuppen sich median völlig zusammengelegt und die Beziehung des Perikards zur Mantelhöhle unterbrochen, indem sie sich zwischen Mantelhöhlenepithel und Coelothel ausdehnen und die Spitze des Eingeweidesackes vollständig einnehmen. Da sich die Nieren dabei auch einwärts gegen den Ventrikel ausbuchten, wird die

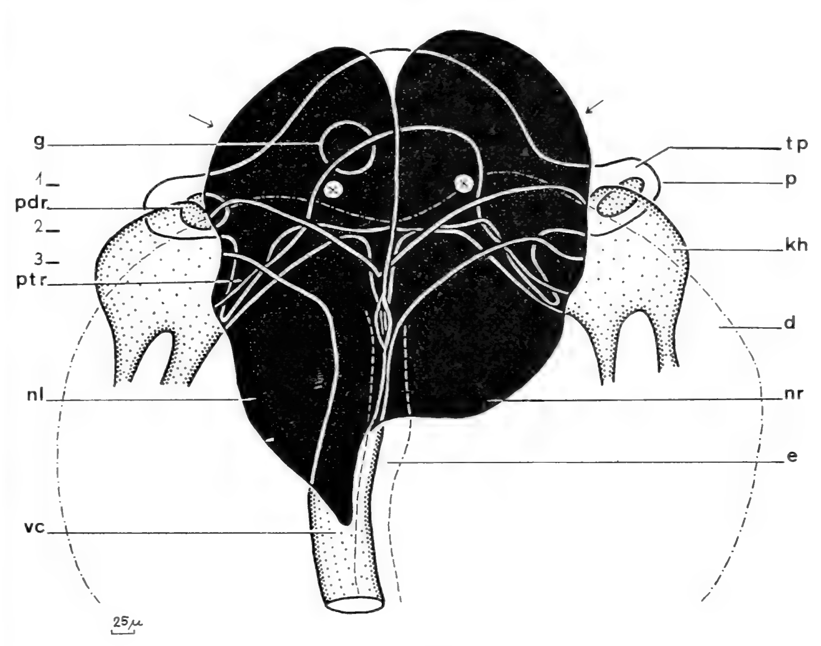


Abb. 15.

(Stadium XVI; gilt auch als Schema für die nachfolgende Entwicklung.)
Die Nieren wachsen zu mächtigen Säcken aus. Die Perikardhöhle wird in ihrer Ausdehnung eingeengt (man beachte die Einbuchtung von p in Pfeilrichtung gegen x am Ventrikel). Es entsteht dadurch eine gewisse Gliederung in Gonadensack, „Wasserkanäle“ und Taschen der Perikardialdrüsen. Sie wird in der weiteren Entwicklung noch ausgeprägter und führt den Adultzustand herbei (vgl. Abb. 1*a*).
Die Perikardialtrichter differenzieren sich zu deutlich begrenzten Rohren.

in den Stadien XIV und XV (p. 735) geräumige Höhle hinter dem Ventrikel einerseits zu einem engen Raum, der zwischen dem zur Vena genitalis reduzierten Sinus posterior (Boletzky 1968) und der Dorsalseite des Herzens weiterhin die Gonade enthält; andererseits werden die seitlichen Teile des Perikards (welche die Perikardialdrüsen umgeben) etwas vom Ventrikel weggeschoben (vgl. dazu p. 750). Im Stadium XIX legen sich die Nieren dann direkt seitlich hinten an den Ventrikel an (Abb. 15: x, Abb. 16: 1) während sie an der Dorsalwand des Perikards rostral auf die Höhe der Perikardialdrüsen reichen (Abb. 16: 1, 2 rechts: nah). (Vgl. dazu p. 750.)

In den uns noch zur Verfügung stehenden Stadien sind keine weiteren Ver änderungen mehr festzustellen. Mit der teilweisen Verdrängung des Perikard lumens aus dem Bereich des Ventrikels und dem direkten Anlegen der Nieren säcke ans Herz ergibt sich eine gewisse Gliederung, die uns an den Adultzustan erinnert (p. 727): Als schmale Spalte zwischen den Nierensäcken zieht das Perikar von der Aorta posterior schräg über den Ventrikel zur Gonade. Diese Spalt geht nun beidseits in die Lumina über, die die Perikardialdrüsen enthalten einerseits seitlich der Gonade (also auf der Dorsalseite des Herzens), andererseit hinter den Herzvorhöfen (also auf der Ventralseite des Herzens). Die dorso caudale Spalte muss als Gonadenabschnitt bezeichnet werden, während die seit lich an die Kiemenherzen angelegten Lumina die Kiemenherztaschen darstellen (Bei *Octopus* zutreffender: Taschen der Perikardialdrüsen.) Die späteren „Wasser kanäle" müssen in den Ausmündungen des Gonadenteils in die Kiemenherz taschen gesehen werden. Das caudale Vordringen der Nierenteile aus dem Bereic der Herzvorhöfe (p. 750) und das Auftreten der Gonodukte an der Dorsalwand de Perikards (p. 754) sprechen dafür, dass die jetzt noch bestehende ventrale Verbin dung schliesslich unterbrochen wird und die Ausmündungen seitlich der Gonad die definitiven „Wasserkanäle" darstellen.

FAUSSEK (1900, p. 165 u. 209) glaubt, dass Nieren- und Blindsackdruck al gestaltende Faktoren bei der geringen Perikardeinengung bei *Loligo* wirken. Nac der Entleerung der Nieren nach aussen soll sich die Perikardhöhle wieder etwa vergrössern (er gibt zu, dass er dies nie direkt beobachten konnte); damit stell diese Einengung offenbar keine wirkliche Wachstumserscheinung dar. Auch be *Octopus* könnten Einwände dieser Art gemacht werden (Nierendruck, Dotter druck). Wir glauben aber mit der folgenden Beobachtung die Gliederung de Perikards als tatsächlichen Wachstumsprozess weiter zu belegen. Im Stadium X bildet sich auf der Dorsalseite der Venenschenkel (nahe an der Einmündung i die Kiemenherzen) eine blutgefüllte Ausstülpung. Das älteste uns zur Verfügun stehende Stadium (4. Tag nach Schlüpfen) zeigt diese Venenausstülpung dorsal wärts entlang der Nierenwand in der eingeengten Perikardzone („Wasser kanäle") zwischen Ventrikel und Kiemenherztaschen verstreichend (Abb. 16: 1) Bei der Ausbuchtung dürfte es sich um eine Oberflächenvergrösserung de Venen im Zusammenhang mit der Ausbildung der Venenanhänge handeln (vgl p. 751); auffällig hingegen ist vor allem ihre Lage.

b) *Der vordere Nierenabschnitt*
(vor den Herzvorhöfen).

Auch die Veränderungen an der zweiten Kontaktstelle tragen mit zur Gliede rung des Perikards bei (p. 746).

Die im Stadium XV (p. 741) mit einem geringen Lumen ausgestatteten Nieren zipfel zwischen Peritonealtuben und Ventrikel weiten sich von Stadium XV

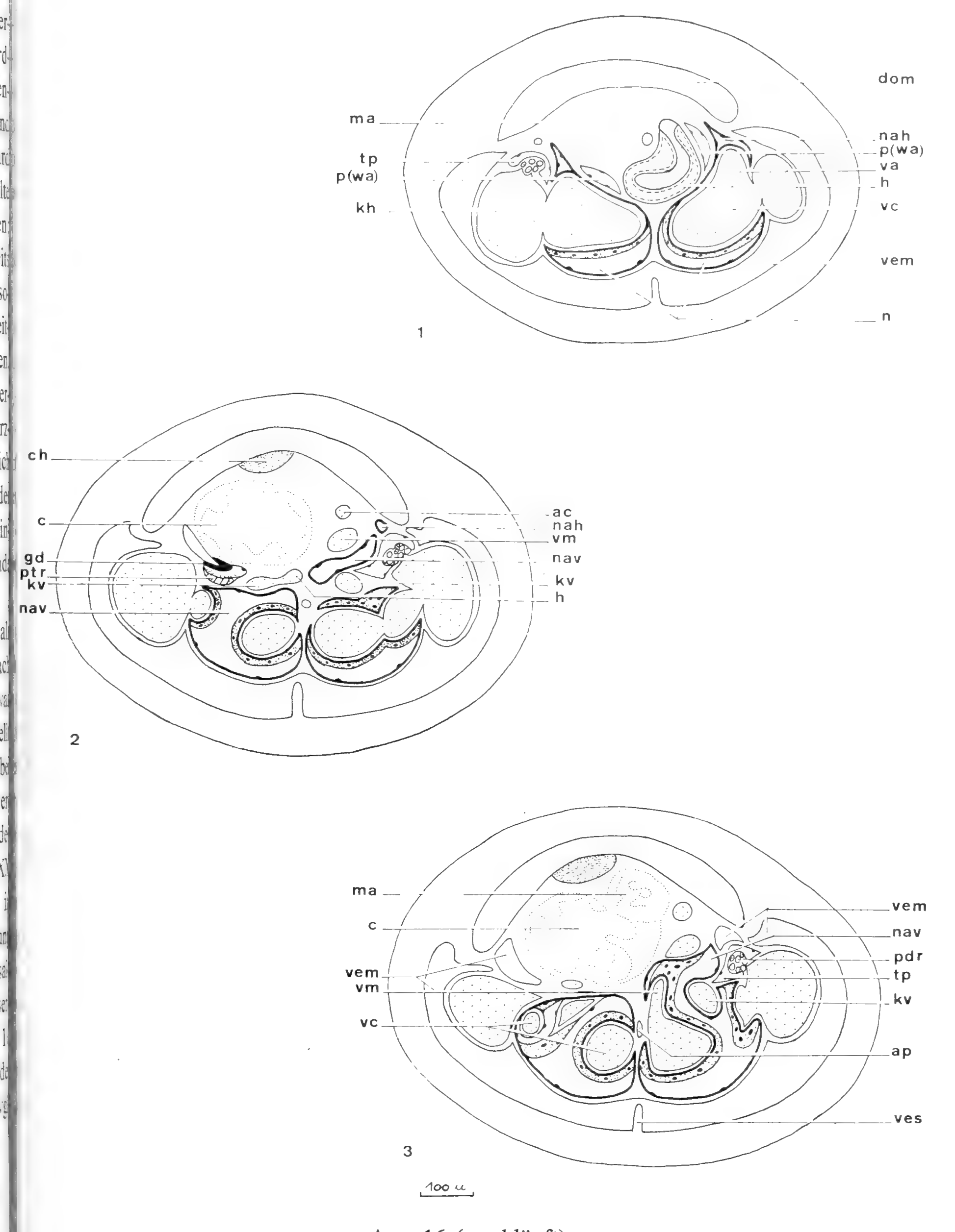


Abb. 16 (geschlüpft).

1: Auf beiden Seiten erscheint eine Ausstülpung der Venenschenkel entlang dem hinteren Nierenabschnitt (nah) (vgl. Schnittlage in Abb. 15). 2 und 3: Die vorderen Nierenabschnitte (nav) weiten sich zwischen Ventrikel und Enddarm entlang der Peritonealtuben mächtig aus und ihre Spitzen treffen dorsal vor den Wasserkanalzonen mit den Spitzen der hinteren Nierenabschnitte zusammen (nav und nah in 2 rechts: „Zangenspitzen"). 2 links: Man beachte die Ausmündungsstelle des Perikardialtrichters aus der Tasche der Perikardialdrüse und die Lage des Gonoduktes.

(Abb. 15) weg immer mehr als hohle Lappen vorn und ventral am Herzen aus und buchten sich hinter dem Enddarm median gegeneinander vor (Abb. 16: 2 und 3). Stets bleiben ihre Epithelien aber durch ein dünnes kernarmes Bindegewebe voneinander getrennt. Seitlich vorn am Ventrikel dehnt sich der Lappen über den Herzvorhöfen entlang der Perikardwand weiter dorsalwärts vor (Abb. 16: 2, 3: nav). Zusammen mit dem von dorsal hinten herkommenden Nierenteil (Abb. 16: 1: nah) (der bis auf die Höhe der Perikardialdrüsen reicht, p. 747) wird die „Wasserkanalzone" geradezu ringförmig „in die Zange" genommen (Abb. 16: 2) d.h. deren Lumen eingeengt: lateral beeinflusst er durch die Volumenzunahme Kiemenherztaschen und Perikardialtrichter in Lage, Form und Ausdehnung, indem erstere etwas vom Herzen weggeschoben (vgl. p. 747) und letztere von dorsomedial her an ihren Mündungen eingeengt werden. Die Peritonealtuben werden durch das allseitige Vordringen des Nierenlumens beinahe vollständig vom kubischen Zylinderepithel (Venenanhänge) überzogen, und es entsteht der Eindruck, als ob diese Venen frei durch den Nierensack verlaufen würden (Abb. 16: 3). Rostral von Perikard und Venae mesentericae ziehen die Nieren in weiter dorsolateraler Ausdehnung nach vorn und überdecken ventral Leber, Tintenbeutel und mehr als die Hälfte des Enddarmes (vgl. Abb. 15).

Stellen wir unsere Beobachtungen denen NAEFS an *Octopus* gegenüber. NAEF (1913, p. 430) glaubt, dass die Reduktion der Perikardhöhle zum Wassergefässystem folgendermassen vor sich geht: Zunächst wird eine Art Tasche für die Perikardialdrüsen ausgebildet, welche mit dem Rest des Coeloms zuerst in weiter Verbindung steht, « bis dieses (das Coelom) anfängt sich vom Herzen zurückzuziehen. Dies wird dadurch eingeleitet, dass der Perikardteil im Wachstum zurückbleibt".

NAEF bestätigt uns prinzipiell das Zustandekommen einer Gliederung der Perikardhöhle und den Beginn dieser Entwicklung. Abgesehen von der Verschiebung der Kiemenherztaschen können wir „ein Zurückziehen des Coeloms vom Herzen" nicht beobachten; ein „Zurückbleiben des Perikardteils im Wachstum" lässt sich in dieser Form nicht befürworten. Wie wir schon weiter oben (p. 746) erwähnt haben, glauben wir, dass die „Reduktion" des Perikards in erster Linie passiv verläuft und in Abhängigkeit der Nierenentwicklung gesehen werden kann, in dem Sinne, dass das Nierenlumen die Stelle des Perikards einnimmt. Von einer (in den späteren Embryonalstadien) plötzlich beginnenden Reduktion (= Gliederung) kann nicht die Rede sein; vielmehr handelt es sich um einen kontinuierlichen Prozess von den ersten paarigen Perikardhöhlen zum „Wassergefässystem" als Adultzustand.

c) *Histologie von Perikard und Niere.*

Im Stadium XVI stellt das Coelothel (mit Ausnahme der später zu besprechenden Perikardialtrichter (p. 752) und Gonodukte (p. 754) ein sehr dünnes, kernarmes Epithel dar, welches unverändert bestehen bleibt (vgl. Abb. 17).

Auch das Epithel der Harnsäcke ist kernarm und ausgeflacht, wo es nicht den Gefässen anliegt. Entlang der Venen besteht seine Differenzierung im Verwischen der Zellgrenzen; damit liegen die regelmässig angeordneten Kerne in einem die Gefässwand überziehenden Syncytium (Abb. 17). Eine Zwischenstellung zwischen den beiden Epitheltypen nimmt das Epithel des rechten Harnsackes entlang des Enddarmes (p. 746) ein; es differenziert sich nicht in der für die Venenbedeckung typischen Art, ist aber im Vergleich zum Epithel der äusseren Partien stärker entwickelt. Diese Tatsache dürfte physiologisch bedeutsam sein.

Im Stadium XX beginnt sich das Syncytium, zusammen mit der Gefässwand, stellenweise in grosse Falten zu legen (vgl. auch p. 748). Es mag dies der eigentliche Beginn der Bildung der traubigen Venenanhänge sein (Tafel 1), wie sie schon von Vigelius (1880) beschrieben und die von Mayer und Rathery (1906) am adulten *Octopus vulgaris* speziell untersucht wurden.

2. Die Renoperikardialverbindung

Naef (1912, p. 330) schreibt den Octopoden-Embryonen eine als Kanal ausgestaltete Verbindung zwischen Niere und Perikard zu. Diese Kommunikation, bei der die Epithelien des Perikardialtrichters und des Ureters ineinander übergehen, bezeichnet er als Renoperikardialgang (vgl. p. 742). Er besteht schon, gilt sogar als typisch, bevor sich das Coelomsystem in die ventrale Mantelhöhle öffnet. Unsere Beobachtungen an *Octopus vulgaris* können aber die Annahme eines in sich kommunizierenden Coelomsystems, welches nach aussen geschlossen ist, nicht bestätigen.

a) *Die gegenseitige Annäherung von Nieren- und Perikardlumen.*

Die weitere Entwicklung der Renoperikardialverbindung (p. 742) bringt, der offenen Kommunikation vorangehend, eine starke Annäherung der Lumina des Perikardialtrichters und des Ureters. Diese Annäherung erfolgt im distalen Teil des ersteren. Sie kann so ausgeprägt sein, dass der Eindruck einer Öffnung entsteht (vgl. oben: Naef); stets aber trennt das an dieser Stelle aufgelockerte Epithel des Perikardialtrichters als praeformierte Durchbruchstelle die beiden Lumina. Erst am Ende der Embryogenese ist die offene Verbindung ausdifferenziert, wenn der Perikardialtrichter den für das Perikard und damit auch für die Niere gemeinsamen Porus in die Mantelhöhle schafft.

Der Perikardialtrichter auf der Dorsalseite des Herzvorhofes (p. 743) differenziert sich im Stadium XVI (Abb. 15) zu einem deutlich begrenzten Rohr mit einem distalwärts vordringenden Lumen (Abb. 17: 3). Seine innere Mündung liegt nahe der Einmündungsstelle des Herzvorhofes in den Ventrikel, während seine (noch massive) Spitze in der Knickstelle von Kiemenvene und Kiemenherz das Ektoderm als kleinen rundlichen Höcker (die sogenannte Nierenpapille) beidseits in

die Mantelhöhle vorstülpt. Der Ureter stellt eine kurze Nierenausstülpung dar zwischen Herzvorhof und Mündungsstelle des Venenschenkels ins Kiemenherz. In seiner Differenzierung unterscheidet er sich nicht vom Harnsackepithel (p. 751) in den anderen Nierenpartien (Abb. 17: 1).

Die kubischen Zellen des Perikardialtrichters differenzieren sich zu Wimperzellen (Abb. 17: 3). Dieser, im Stadium XVI unmittelbar an der Übergangsstelle vom eigentlichen Coelothel (p. 750) zum Perikardialtrichterepithel beginnende

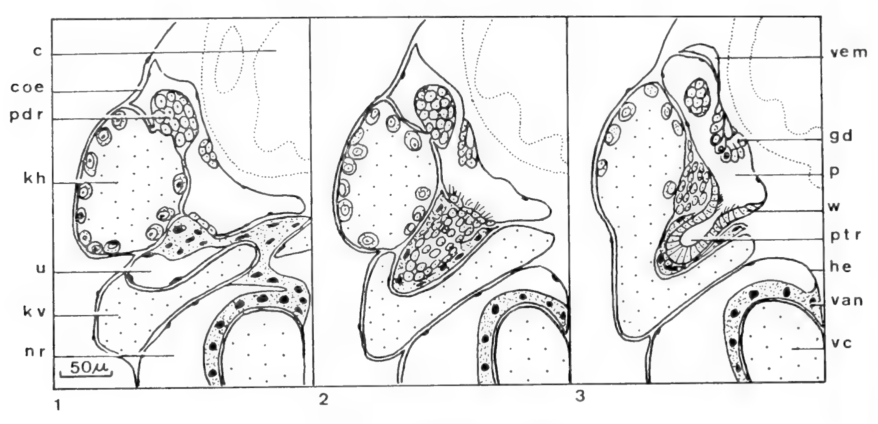


ABB. 17 (Stadium XIX).

Coelothel (coe) und Harnsackepithel (he) sind dünne kernarme Epithelien. Die den Venen zugekehrte Nierenwand stellt ein Syncytium dar, das später zu den „traubigen Venenanhängen" (van) aufgefaltet wird. 2: aufgelockerte Kontaktstelle zwischen Perikardialtrichter und Ureter. Während der Perikardialtrichter Wimperzellen aufweist, zeigt der Ureter keine Bewimperung.

Prozess, schreitet im Zuge der Lumenbildung distalwärts fort; ein dichter Überzug entsteht dabei nicht. Gegen die Spitze (in dem bereits mit Lumen versehenen, aber unbewimperten Teil) sind die Wandzellen aufgelockert (Abb. 17: 2). Hier hat sich das Nierenlumen unter Auflösung des der Niere zugehörigen Zellmaterials (p. 742) direkt angelegt. Bis zum Stadium XX bleibt dieser Zustand weitgehend unverändert und scheint uns typisch für die späteren Embryonalstadient.

b) *Der Durchbruch des Ureters in den Perikardialtrichter.*

In den ersten Tagen nach dem Schlüpfen, während das Lumen des Perikardialtrichters sich bis in die Spitze vorgeschoben hat, wird die aufgelockerte Partie (Abb. 17, 2) zwischen den Lumina des Ureters und des Perikardialtrichters zur offenen Verbindung ausdifferenziert. Die enge Kommunikationsstelle ist sowohl im Perikard- wie im Nierenteil von einem glatten, nach Masson grau angefärbten Belag ausgekleidet (Abb. 18) wie er für die Adultform in einer speziellen

Arbeit von Turchini (1923, p. 114) erwähnt wird. Während der Ureter weiterhin keine Bewimperung zeigt, bleibt die Zugehörigkeit des nun für Niere und Perikard gemeinsamen Ausführganges zum Perikardialtrichter weiterhin deutlich, indem auch distal der Durchbruchstelle Wimperzellen auftreten. Später wird dieser Abschnitt infolge der stärkeren Exkretionstätigkeit der Niere beträchtlich erweitert (Naef 1912, p. 330), und was morphologisch Coelomoduktöffnung darstellt, ist dann topographisch Nierenporus.

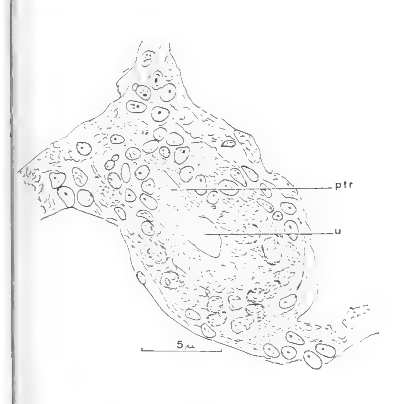


Abb. 18 (geschlüpft).
Durchbruchstelle des Ureters in den Perikardialtrichter (in Abb. 17 ist diese Stelle aufgelockert).

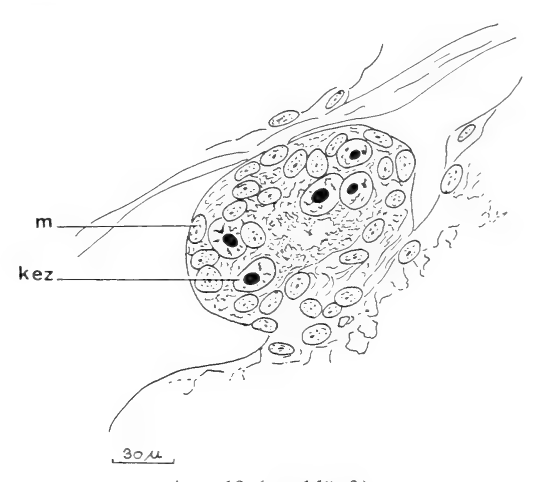


Abb. 19 (geschlüpft).
Gonade in der späteren Embryonalentwicklung.

Auf allen unseren histologischen Präparaten ist der Porus ausdifferenziert, iber verschlossen. Wir wissen aber aus der Lebendbeobachtung, dass die Nieren kurz nach dem Schlüpfen entleert werden können; der Verschluss dürfte also ixationsbedingt sein. Bei unseren ältesten Embryonen liegt die Nierenpapille ıoch auf der Oberseite des Herzvorhofes. Sie muss sich postembryonal medialwärts erlagern (vgl. Tafel 1).

ı. Die Gonade

In den späteren Embryonalstadien zeigt die Gonade keine bemerkenswerte veitere Ausdifferenzierung. Sie bleibt weitgehend in dem für Stadium XV bechriebenen Zustand bestehen (p. 745). Immerhin scheint sich ein geringes umen zwischen den grossen Zellen mit den chromatinarmen Kernen auszubilden Abb. 19). Hingegen lassen sich männliche von weiblichen Tieren (im histoloischen Präparat) ab Stadium XVI aufgrund des nun zu besprechenden zweiten oelomoduktenpaares unterscheiden.

4. Die Gonodukte

Die Gonodukte stellen eine Neubildung in der späten Embryogenese inner halb des Coelomsystems dar. Ihr Ursprung ist sowohl ekto- wie mesodermal Die Ausbildung des mesodermalen Anteils beruht auf einer Neudifferenzierun des Coelothels.

Abb. 20 (Stadium XVI).

Die Ektodermverdickung (gd) stellt die erst Anlage des Gonoduktes dar, die mit eine Coelothelwucherung verwächst (vgl. Lage vo gd in Abb. 16, 2: links). Der Zellverband de Perikardialdrüsen wird durch das Eindringe des Kiemenherzlumens stark aufgelockert.

Entgegen der Beschreibung von Naef (1909, p. 41) an *Loligo* werden di Gonodukte bei *Octopus* schon embryonal (Stadium XVI) angelegt. Wachstun und Differenzierung der Anlage erfolgt dann aber in völlig übereinstimmende Weise mit den Beobachtungen von Döring (1908) und Naef (1913, p. 443) a Decapoden.

Im Stadium XVI bildet sich auf beiden Seiten von der Mantelhöhle her (i der Gegend der Kiemenwurzel) eine verdickte Ektodermeinstülpung gegen da Perikard aus (Abb. 16: 2). Alle Embryonen zeigen diese paarige Verdickun (Abb. 16, 2 und Abb. 20: gd). Dann erfolgt die weiter Entwicklung bei manchen Embryonen nur noch auf de linken Seite; es muss sich bei diesen Exemplaren un männliche Tiere handeln (vgl. p. 727). Die Ektodermein stülpung vertieft und erweitert sich (unter gleichzeitige Verengerung zur Mantelhöhle; vgl. Abb. 17, 3: gd un vem) gegen innen zu einer kurzen „Flasche“ (Abb. 21) Im Stadium XX bildet sich innerhalb dieses Flaschen teils ein dichter Lamellenüberzug der Zelloberflächen Der ektodermale Teil — beim Männchen differenziert e sich im wesentlichen zum Spermatophorenapparat, bein Weibchen zur Eileiterdrüse (Döring 1908) — verwächs kurz nach seinem Erscheinen auf der einen Seite bein Männchen, auf beiden Seiten beim Weibchen mit eine soliden Coelothelausstülpung an der Dorsalwand des Peri

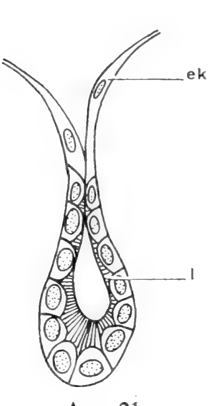


Abb. 21.

Flaschenform des ektodermalen Anteils des Gonoduktes.

kards. Bei den männlichen Tieren wird der mesodermale Teil nur links angelegt. Die so gebildeten Gonodukte (oder der linke Gonodukt) wachsen der Gonade entgegen, während auch im coelomatischen Abschnitt ein Lumen entsteht. Die weitere Entwicklung konnte nicht untersucht werden.

5. Die Perikardialdrüsen

Während bei *Loligo* (NAEF 1912, p. 434) die Perikardialdrüsen bis ins späte Embryonalleben als kompakte, weitgehend undifferenzierte Zellhaufen bestehen bleiben, schreitet ihre Entwicklung bei *Octopus* gegen Ende der Embryogenese (von Stadium XVI weg) rasch weiter. Einerseits lockert sich der Zellverband weiter auf (p. 745), andererseits dringt das Kiemenherzlumen tief zwischen die Zellen ein. Später (Stadium XIX) dellt sich die Perikardialdrüse vom Perikard her an einer Stelle ein und im Stadium XX bricht die Anlage in diesem Bereich ein, wobei sich das Coelothel in die sich bildenden Spalten hineinstülpt (Abb. 22).

ABB. 22 (geschlüpft).

Der aufgelockerte Zellverband der Perikardialdrüse wird vom Perikard her an einer Stelle zerklüftet. Das Coelothel bildet die Auskleidung der Spalten.

Postembryonal differenziert sich aus diesen Spalten ein feinverzweigtes Kanalsystem wie es sich im Adultzustand findet (TURCHINI 1922, p. 417). Auch diese Entwicklung konnten wir nicht mehr verfolgen. Es ist notwendig, auch bei uns systematische Anstrengungen zu unternehmen, um endlich lückenlose postembryonale Stadien von *Octopus vulgaris* zu erhalten wie es den Japanern (JTAMI 1963) gelungen ist.

SCHLUSSBETRACHTUNG

NAEF's Feststellung einer voneinander gesonderten Entstehung der Coelomteile bei *Loligo* (p. 729) trifft für *Octopus* nicht zu. Hier finden wir den idealen Typ einer Organkomplexbildung. In durchgehender Bilateralität wird der Coelom-

komplex, welcher als Coelomsystem die Teile Niere, Perikard, Gonade und Perikardialdrüsen enthält, in Ort und Zellmaterial klar festgelegt. Durch die Aufspaltung der Anlage entstehen die Hohlräume und im Anschluss die charakteristische Differenzierung der Gewebe, mit Ausnahme der verzögerten Entwicklung der früh unpaaren Gonade. FAUSSEK's Beobachtung der primären Verbindung von Perikard und Niere auch bei *Loligo* (p. 729) lässt vermuten, dass die Entstehung des Coelomsystems bei den Decapoden ähnlich komplex verläuft. Die obige Feststellung von NAEF deutet möglicherweise auf eine „Verwischung" der Verhältnisse im dichten Mesoderm von *Loligo* hin. Es bedarf des Zufalls oder der glücklichen Wahl günstiger Färbemethoden, solche Fragen im einzelnen wie im Vergleich zu klären.

Wir glauben jedoch, dass sich *Loligo* nicht wesenlich von *Octopus* unterscheidet, wie auch die nachfolgende Ausgestaltung des Coelomkomplexes bei aller Spezifität doch weitgehende Uebereinstimmung zwischen den beiden Vertretern der Deca- und Octopoden bringt: Die Verschmelzung der paarigen Perikardlumina zur unpaaren Visceroperikardialhöhle und die mächtige Entwicklung der Nierensäcke. Dabei dürfte *Octopus* in der geringeren Lumenbildung in Form eines Perikards molluskentypischer sein. Die „Reduktion zu den Wasserkanälen" beweist keineswegs ein reduziertes Coelom, sondern stellt eine arttypische Perikardentwicklung dar, während welcher der Adultzustand direkt hergestellt wird. Es erhebt sich die Frage, ob *Octopus* in seinen Coelomverhältnissen auch octopodentypisch ist. Ein nicht detailliert durchgeführter Vergleich bei *Argonauta* scheint es zu bestätigen.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Das Coelomsystem von *Octopus vulgaris* wird im Stadium X durch die paarigen Anlagen von Gonade und Niere sichtbar.

2. Indem einerseits die Anlagen der Gonade miteinander in der Mediane verschmelzen, andererseits eine Verbindung zwischen den Nierenanlagen und der dann unpaaren Gonade erscheint, entsteht ein einheitlicher Komplex. Er enthält die soliden Anlagen von Perikard, Nieren, Gonade und Perikardialdrüsen und kann als Coelomkomplex, sein Zellmaterial als Coelommesoderm bezeichnet werden.

3. Der primäre Zusammenhang von Perikard und Niere bleibt als Renoperikardialverbindung bestehen (nach Ausbildung der benachbarten Gefässe liegt sie auf beiden Seiten zwischen der Einmündungsstelle des Venenschenkels ins Kiemenherz und dem Herzvorhof) und differenziert sich im Zuge der Lumenentwicklung in Perikard und Niere zu Perikardialtrichter und Ureter.

4. Das Perikardlumen erscheint paarig, weitet sich auf beiden Seiten lateral des Ventrikels caudal- und medialwärts aus. Im Stadium XIV verschmelzen die beiden Lumina hinter dem Herzen zur unpaaren, einheitlichen Perikardhöhle. In den späteren Embryonalstadien gliedert sich das Perikard unvollständig in Gonadensack, Taschen der Perikardialdrüsen und „Wasserkanäle".

5. Die Nieren entwickeln sich in enger Beziehung zu den Hohlvenenschenkeln. Durch periphere Lagerung des Zellmaterials wird schon früh die spätere Lumenbildung angedeutet. Die stets voneinander getrennten Nierensäcke dehnen sich in der Spitze des Visceralkomplexes und vor dem Herzen mächtig aus. Bei der Gliederung der Perikardhöhle nehmen sie topographisch die Stelle des Perikardlumens ein. Der linke Nierensack ist stärker entwickelt.

6. Anstelle des Renoperikardialganges der Decapoden besteht die Renoperikardialverbindung. Sie differenziert sich spät in der Embryogenese zur offenen Verbindung, indem der Ureter in den Perikardialtrichter durchbricht. Der Perikardialtrichter bildet auf beiden Seiten den für Niere und Perikard gemeinsamen Ausführgang (und damit die Nierenpapille). Der Ureter stellt eine kurze Nierenausstülpung dar, welche über dem Herzvorhof in den Perikardialtrichter mündet.

7. Gonade und Perikardialdrüsen werden in ihrer Form und Lage deutlich durch die Lumenbildung des Perikards und die Ausbildung des Blutgefässystems. Erstere liegt an der Dorsalseite des Ventrikels, letztere befinden sich an der Dorsalwand der Kiemenherzen. Die Drüsen buchten sich ins Perikard vor und werden schliesslich an der der Anheftungsstelle gegenüberliegenden Seite spaltförmig zerklüftet.

8. Die Gonodukte erscheinen embryonal (Stadium XVI) als ektodermale Einstülpungen ins Perikard, welche mit einer Coelothelwucherung sich vereinigen, der Gonade entgegenwachsen und ein Lumen ausbilden.

9. Das „Coelommesoderm" differenziert sich in den verschiedenen Coelomteilen spezifisch:

a) — im Perikard zum kernarmen, dünnen Coelothel;
— im Perikardialtrichter zu kubischen Wimperzellen.
— Der coelomatische Teil der Gonodukte ist sekundär und stellt eine Neudifferenzierung des Coelothels dar.

b) in den Nieren zu Harnsackepithel und einem hohen Zylinderepithel, den Venenanhängen.

c) in der Gonade in grössere, chromatinarme und kleinere, eher peripher gelegene Kerne. Erstere scheinen die Keimzellen, letztere den Gonadenkörper zu repräsentieren.

d) in den Perikardialdrüsen wird es durch das Eindringen des Kiemenherzlumens aufgelockert.

Résumé

1. Le système coelomique d'*Octopus vulgaris* apparaît au stade X par les ébauches paires de la gonade et des reins.
2. Un complexe cellulaire continu est formé, d'une part par la fusion médiane des ébauches de la gonade, d'autre part par la communication de celle-ci avec les ébauches rénales. Ce complexe contient les ébauches du péricarde, des reins, de la gonade et des glandes péricardiques. Il est appelé « complexe coelomique », son matériel cellulaire est désigné sous le nom de « mésoderme coelomique ».
3. La communication primaire du péricarde et du rein persiste comme pont cellulaire (après la formation des vaisseaux voisins, elle est située des deux côtés entre l'embouchure de la veine cave dans le cœur branchial et la veine branchiale) et, au fur et à mesure que les lumières du péricarde et des reins s'agrandissent, elle se différencie en entonnoir péricardique et en uretère.
4. La cavité du péricarde apparaît comme paire, elle s'élargit latéralement des deux côtés du ventricule en direction caudale et médiane. Au stade XIV, les cavités fusionnent derrière le cœur en une cavité péricardique impaire et unique. Aux stades embryonnaires plus avancés, le péricarde se divise incomplètement en gonocoele, en poches des glandes branchiales et en « canaux aquifères ».
5. Les reins se développent en relation avec la veine cave. Le développement de la cavité est indiqué tôt par la position périphérique du matériel cellulaire. Les sacs rénaux, toujours séparés l'un de l'autre, remplissent la partie caudale du complexe visceral et s'étendent également en avant du cœur. En s'enfonçant dans la cavité péricardique, ils remplacent topographiquement la lumière de celle-ci.
6. Le canal rénopéricardique des Décapodes est remplacé chez *Octopus vulgaris* par un pont cellulaire, qui se différencie tardivement dans l'embryogenèse en un canal: l'uretère s'ouvre dans l'entonnoir péricardique. Ce dernier établit des deux côtés le conduit commun du péricarde et du rein et forme donc la papille rénale. L'uretère représente un petit diverticule rénal qui débouche dans l'entonnoir péricardique au-dessus de la veine branchiale.
7. La forme et la position de la gonade et des glandes péricardiques apparaissent plus clairement au fur et à mesure de l'agrandissement de la cavité péricardique et de la formation du système sanguin. La gonade est située sur la face dorsale du ventricule, les glandes péricardiques se trouvent accolées à la paroi

dorsale des cœurs branchiaux. Les glandes avancent dans le péricarde et des fissures se forment du côté opposé de leur point de fixation.

8. Les gonoductes apparaissent dans la vie embryonnaire (stade XVI) comme invaginations de l'ectoderme dans le péricarde qui se réunissent à un amas cellulaire du coelothèle, croissent vers la gonade et forment une lumière.

9. Le « mésoderme coelomique » se différencie de façon spécifique dans les diverses parties du coelome:

a) — Dans le péricarde, en coelothèle fin et pauvre en noyaux.
— Dans l'entonnoir péricardique, en cellules cubiques et ciliées.
— La partie coelomique des gonoductes est secondaire et représente une différenciation propre du coelothèle.

b) Dans les reins, en épithélium du sac urinaire et en épithélium haut et cylindrique, les « appendices veineux ».

c) Dans la gonade, comme noyaux plus grands, pauvres en chromatine et comme noyaux petits, plutôt périphériques. Il semble que les premiers représentent les cellules germinales, les seconds les cellules de la gonade.

d) Dans les glandes péricardiques finalement, le mésoderme coelomique devient moins dense puisque la lumière du cœur branchial y pénètre.

Summary

1. The coelomic system of *Octopus vulgaris* appears in stage X as the paired rudiments of gonad and kidney.

2. The rudiments of the gonad fuse into a single structure and a connection appears between the kidneys and the now unpaired gonad rudiment forming a single complex. It contains the solid rudiments of pericardium, kidneys, gonad and pericardial glands and can be regarded as the " coelom—complex", its material of cells as the " coelom—mesoderm ".

3. The primary connection between the pericardium and each kidney persists as the reno-pericardial connection. With the development of cavities in the pericardium and kidney it differentiates into the pericardial funnel and the ureter.

4. The pericardial cavity appears paired, widens on both sides of the ventricle caudal- and medialwards. In stage XIV the two spaces fuse to form the unpaired pericardial cavity behind the heart. In later stages the pericardium divides incompletely into a gonocoele, pockets surrounding the pericardial glands and the " water-canals ".

5. The kidneys develop in close relationship to the right and left vena cava. By peripheral accumulation of cell-material the development of the lumina is already foreshadowed. The separated paired kidney-sacs extend widely into the posterior part of the visceral complex and anterior to the heart. They replace the pericardial cavity as this becomes reduced. The left kidney-sac is better developed than the right.

6. The reno-pericardial canal of the Decapods is represented by the reno-pericardial connection. This differentiates late during the development into an open connection in that the ureter breaks through into the pericardial funnel. The pericardial funnel forms the common exit, while the ureter represents a short process of the kidney, which opens into the pericardial funnel across the branchial vein.

7. Gonad and pericardial glands become recognizable through the development of the pericardial cavity and through the development of the bloodsystem. The first lies on the dorsal side of the ventricle, the latter on the dorsal side of the branchial hearts where they project into the pericardium and finally the pericardial glands develop splits on the side opposit to the point of attachment.

8. The gonoducts appear as ingrowths of ectoderm into the pericardium and unite with a proliferation of coelomic epithelium, grow towards the gonad and develop a lumen.

9. The " coelom-mesoderm " differentiates specifically in the different parts of the coelom:

   a) — In the pericardium, as an epithelium poor in nuclei.
   — In the pericardial funnel, as cubic ciliated cells.
   — The coelomic part of secondarily developed gonoducts (stage XVI) represents a new differentiation of coelomic epithelium.

   b) In the kidneys, as kidney-sac-epithelium and cells of the venous appendages of the kidney, a tall cylindrical epithelium.

   c) In the gonad, as cells with large nuclei poor in chromatine and smaller more peripheral nuclei. The first are apparently germ-cells, the second stroma-cells.

   d) In the pericardial glands it remains almost undifferentiated. The tissue is loosened by penetration of the lumina of the branchial hearts.

LITERATUR

Bobretzky, N. 1877. *Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden.* Nachr. Ges. Freunde Naturkennt. Moskau 24.

Boletzky, S., v. 1967. *Die Ausgestaltung der frühen Mitteldarmanlage von Octopus vulgaris Lam.* Rev. suisse Zool., 74: (3): 555-562.

— 1968. *Untersuchungen über die Organogenese des Kreislaufsystems von Octopus vulgaris Lam.* Rev. suisse Zool., 75 (4): 765-812.

Brock, J. 1879. *Über die Geschlechtsorgane der Cephalopoden.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 32: 1-116.

Distaso, A. 1908. *Studii sull' embrione di Seppia.* Zool. Jahrbuch Anat. 26: 565-650.

Döring, W. 1908. *Über Bau und Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates bei myopsiden Cephalopoden.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 91: 112-189.

Faussek, V. 1900. *Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden.* Mitt. zool. Stat. Neapel 14: 83-237.

Fioroni, P. 1964. *Zum embryonalen Grössenwachstum bei Tintenfischen.* Rev. suisse Zool. 71 (40): 777-804.

Grobben, C. 1884. *Morphologische Studien über den Harn- und Geschlechtsapparat, sowie die Leibeshöhle der Cephalopoden.* Arb. zool. Inst. Wien 5.

Ihering, H., v. 1881. *Über die Verwandtschaftsbeziehungen der Cephalopoden.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 35: 1-22.

Itami, K., Y. I. Zava, S. Maeda, K. Nakai. 1963. *Bemerkungen über die Aufzucht von Octopus vulgaris im Laboratorium.* Bull. jap. Soc. Sci. Fish. 29 (6): 514-520. (japanisch, Zusammenfassung englisch.)

Kollmann. 1875. *Der Kreislauf des Blutes bei den Lamellibranchiern, den Aplysien und den Cephalopoden.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 26: 87-102.

Kölliker, A. 1844. *Entwicklungsgeschichte der Céphalopoden.* Zürich.

Krohn, A. 1839. *Über das wasserführende System einiger Cephalopoden.* Archiv f. Anat. Phys. und wiss. Med. Müller Jahrgang 1839: 353-359.

Mangold, Katharina. 1963. *Biologie des Cephalopodes benthiques et nectoniques de la mer Catalane.* Vie et Milieu Suppl. vol. 13: 1-285.

— 1966. *Eigrösse und Postembryonale Phase der Tintenfische.* Documenta Geigy, Nautilus 1: 2-3.

Mayer, A. et Rathery, F. 1906. *Histologie du rein du Poulpe (Octopus vulgaris) à l'état normal et au cours des éliminations provoquées.* C. R. Soc. Biol. 58: 1121-1123.

Naef, A. 1909. *Die Organogenese des Coelomsystems und der zentralen Blutgefässe von Loligo.* Inaug. Diss. Univ. Zürich.

— 1912. *Teuthol. Notizen XI: Zur Morphologie des Coelomsystems.* Zool. Anz. 40 (12): 324-336.

— 1913. *Studien zur generellen Morphologie der Mollusken.* 2. Teil: *Das Coelomsystem in seinen topographischen Beziehungen.* Ergebn. Fortschr. Zool. 3: 329-462.

— 1928. *Die Cephalopoden.* Fauna e Flora del Golfo di Napoli 35.

Sarvaas, A. Ernestine, du Marchie. 1933. *La théorie du Coelome.* Diss. Univ. Utrecht.

Teichmann, E. 1903. *Die frühe Entwicklung der Cephalpoden.* Verh. d. Deutsch. Zool. Ges.

TURCHINI, J. 1922. *Note d'histologie comparée sur le cœur branchial et l'appendice du cœur branchial des Céphalopodes.* Bull. Soc. Zool. France 48: 414-418
— 1923. *Le canal rénopéricardique du Poulpe (Oct. Vulgaris).* Bull. Soc. Zool. France 48: 113-119.
VIGELIUS, W. J. 1880. *Über das Exkretionssystem der Cephalopoden.* Niederl. Arch. Zool. 5

ABKÜRZUNGEN

ac	Aorta cephalica
ap	Aorta posterior
b	Beuge
c	Coecum
ch	Chromatophore
coe	Coelothel
cz	Coelommesoderm
d	Dotter
de	Dotterepithel
dom	Dorsale Mantelhöhle
e	Enddarm
ed	Eileiterdrüse
ek	Ektoderm
g	Gonade
gd	Gonodukt
gs	Gonadensack
h	Herz, Ventrikel
he	Harnsackepithel
k	Kiemenanlage
kez	Keimzellen
kh	Kiemenherz
kht	Kiemenherztasche
kg	Kiemengefässe
kv	Kiemenvene, Herzvorhof
kw	Kerne der Wimperzellen
kz	Kiemenbasiszone
l	Lamellen
m	Mesoderm
ma	Magen
md	Mitteldarm
mz	Mitteldarmzone
n	Nieren
nah	Hinterer Nierenabschnitt
nav	Vorderer Nierenabschnitt
nl	Linker Nierensack
nlu	Nierenlumen
np	Nierenpapille, Nierenöffnung
nr	Rechter Nierensack
nt	Nierenteil
nz	Nierenabschnitt zwischen kv und vm

p	Perikard
pdr	Perikardialdrüsen
plu	Perikardlumen
ps	Spalten in den Perikardialdrüsen
pt	Perikardteil
ptr	Perikardialtrichter
rpv	Renoperikardialverbindung
rz	Riesenzellen der Kiemenherzen
sg	Stellarganglien
sp	Sinus posterior
tp	Taschen der Perikardialdrüsen
u	Ureter
va	Venenausstülpung
van	Venenanhänge
vc	Vena cephalica, Hohlvenenschenkel
vem	Ventrale Mantelhöhle
vm	Vena mesenterica (Peritonealtuben)
ves	Ventrales Mantelseptum
w	Wimperzellen
wa	Wasserkanalzone
wk	Wasserkanal
y	Stelle, wo Perikardialtrichter den Nierenausgang erreicht, bei Abb. *1b)* dieselbe Stelle bei der Nierenöffnung
z	Stelle, wo Venenschenkel ins Kiemenherz münden.

TAFEL 1.

(Adult). Männlicher *Octopus vulgaris* mit eröffneter ventraler Mantelhöhle. Durch Haut und Harnsackepithel erkennt man die im Lebendzustand bräunlichen schwammigen Gebilde, die Venenanhänge, (van), durchschimmern (vgl. auch Abb. 1*a* und 1*b*).

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 75, nº 43 — Décembre 1968

Untersuchungen über die Organogenese des Kreislaufsystems von *Octopus vulgaris* Lam.

von

S. v. BOLETZKY
Zoologische Anstalt der Universität Basel
Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer (P.-O.)

Mit 20 Textabbildungen und einer Tafel

INHALT

EINLEITUNG

Die Organogenese des Kreislaufsystems der Cephalopoden fand ihre erste Darstellung 1877 durch Bobretzky. Seine und die Mehrzahl der späteren Beschreibungen bezogen sich auf die Entwicklung der Decapoden, vor allem des Kalmars *Loligo vulgaris*. Als wichtigste sind Naefs (1909) Untersuchungen über die Entwicklung des Coelomsystems und der zentralen Blutgefässe von *Loligo* zu nennen. Eine zusammenhängende Darstellung der entsprechenden Entwicklung — besonders auch hinsichtlich des Cephalopodiums— bei Octopoden steht bis heute aus.

Das Ziel der vorliegenden Arbeit besteht einerseits darin, mit der Darstellung der frühen Entwicklung des Kreislaufsystems eines Octopoden die morphologische Grundlage für einen Vergleich mit Decapoden zu liefern; andererseits soll die Beschreibung dieser frühen Entwicklungsphase eine plastische Vorstellung von den betreffenden Bildungsprozessen vermitteln.

In diesem Zusammenhang kann auf eine eingehende Schilderung der späten Embryonalstadien, in denen die histologische Differenzierung der Organanlagen im Vordergrund steht, verzichtet werden.

Da der Erhaltungszustand des älteren Materials, das mir von anderen Octopodenarten zur Verfügung stand, eine genaue histologische Untersuchung teilweise verunmöglichte, beschränke ich mich auf die Darstellung der Entwicklung bei *Octopus vulgaris*, von dem ich ein reichhaltiges Untersuchungsmaterial für Lebendbeobachtung und histologische Bearbeitung erhalten konnte.

Für die Benennung aller Gefässe und Sinusbildungen halte ich mich an die vorzügliche Arbeit Grimpes (1913) über das Blutgefässsystem der Octopoden.

Die vorliegenden Untersuchungen entstanden auf Vorschlag und unter Leitung von Herrn Prof. A. Portmann, Vorsteher der Zoologischen Anstalt der Universität Basel. Für die mannigfaltige Hilfe und Beratung, die mir zuteil wurde, möchte ich meinem verehrten Lehrer sehr herzlich danken; ebenso Frau Dr. K. Mangold-Wirz, Maître de Recherche au C.N.R.S., die meine Arbeit in Banyuls entscheidend gefördert hat.

Ganz besonders verpflichtet bin ich auch Herrn Prof. P. Drach, Directeur du Laboratoire Arago, und seinem Stellvertreter, Herrn Dr. L. Laubier, für ihre freundliche Aufnahme im Laboratorium von Banyuls und für das stete Interesse, das sie meiner Arbeit entgegengebracht haben.

HISTORISCHER ÜBERBLICK

Bobretzkys in russischer Sprache erschienene *Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden* (1877), die eine ausführliche Schilderung der Entwicklung des Kreislaufsystems enthalten, waren mir leider nicht zugänglich, so

dass ich mich in dieser Hinsicht auf die Angaben FAUSSEKS stützen muss, der im übrigen BOBRETZKYS Darstellung mit wenigen Vorbehalten als richtig bezeichnet.

FAUSSEKS *Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden* (1901) ist eine kurze Beschreibung der Blutgefässanlagen, eine Darstellung des Sinus posterior und seiner Reduktion sowie der Herz- und Kiemenherzanlagen von *Loligo vulgaris* zu entnehmen. Ein längeres Kapitel widmet FAUSSEK der Beschreibung des Blutes und der Zellen, die sich in Kiemenherzen, Gefässen und vor allem im Augensinus finden.

Eine ausführliche Beschreibung der embryonalen Entwicklung der zentralen Kreislauforgane gibt NAEF (1909) in seiner Arbeit über *Die Organogenese des Cœlomsystems und der zentralen Blutgefässe von Loligo*, die er 1910 durch eine Studie *Zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Blutgefässsystems der Cephalopoden* ergänzt. In diesem Nachtrag finden wir die einzigen Angaben über die Gefässentwicklung bei Octopoden. Im Embryologie-Teil (1928) seiner grossen Cephalopoden-Monographie erörtert NAEF die Entwicklung des Blutgefäss-Systems nicht weiter.

Nach physiologischen Gesichtspunkten betrachtet PORTMANN (1926) die Ausbildung des embryonalen Kreislaufs in seiner Arbeit *Der embryonale Blutkreislauf und die Dotterresorption bei Loligo vulgaris*. Hier finden wir eine zusammenhängende Schilderung des gesamten embryonalen Kreislaufs und seiner physiologischen Bedeutung für den wachsenden Embryo. Zum ersten Mal ist auch die Koordination der pulsatilen Organe einer genauen Analyse unterzogen worden.

Seit der Veröffentlichung dieser Untersuchungen hat die Organogenese des Kreislaufsystems der Cephalopoden keine eingehende Darstellung mehr gefunden.

Von den Arbeiten über die Organisation der Adulten sei hier noch einmal auf die eingangs erwähnte Beschreibung durch GRIMPE (1913) *Das Blutgefässsystem der dibranchiaten Cephalopoden (Teil I. Octopoda)* hingewiesen, in der alle früheren Untersuchungen zu diesem Thema verarbeitet sind.

Abgesehen von diesen speziellen Untersuchungen über das Kreislaufsystem und seine Entwicklung sind zahlreiche Untersuchungen der allgemeinen Embryogenese von *Octopus* gewidmet worden.

Nach den älteren Darstellungen durch LANKESTER, KORSCHELT u. HEIDER und APPELLÖF hat NAEF in seiner Monographie eine erste umfassende Beschreibung der Embryogenese von *Octopus vulgaris* gegeben. Seine ausgezeichneten Totalansichten von fixierten Embryonen und die Schilderung vor allem der äusserlich feststellbaren Veränderungen vermitteln indessen kein vollständiges Bild von der Organogenese, wenn auch die wenigen beigegebenen Schnittbilder durchaus aufschlussreich sind.

Wichtige Aufschlüsse über das Embryonalleben von *Octopus* geben PORTMANNS Beobachtungen (Lageveränderungen des Keims u. a.), und die zahlrei-

chen Arbeiten SACARRÃOS runden das Bild weiter ab, besonders was die Rolle des Dotterorgans in der Embryonalentwicklung betrifft. Wertvolle Angaben über embryonales Grössenwachstum, über die frühembryonale Phase sowie über die Entwicklung einzelner Organe liefern schliesslich die neueren Untersuchungen von v. ORELLI, v. ORELLI u. MANGOLD-WIRZ und FIORONI. Die Filmaufnahmen von PAINLEVÉ (unter der wissenschaftlichen Leitung von PORTMANN, v. ORELLI und FIORONI) über die Entwicklung von *Octopus vulgaris* bilden eine meisterhafte Dokumentation zu diesen Arbeiten.

Schliesslich sei auf die gleichzeitig mit der vorliegenden Arbeit erscheinenden Untersuchungen MARTHYS hingewiesen, die eine umfassende Darstellung der Entwicklung des Cœlomkomplexes von *Octopus* enthalten.

MATERIAL UND METHODE

Das embryologische Material zu der vorliegenden Untersuchung entstammt dem Laich von Zuchttieren, die mit Schleppnetz und in Reusen in der Umgebung von Banyuls-sur-Mer gefangen und dann in speziellen Aquarien gehalten wurden. Jedes dieser Aquarien war mit einem festen Unterschlupf aus Stein ausgestattet, der sowohl die Kontrolle der Tiere als auch die Entnahme von Laichproben gestattete. Die Zucht ergab im Juli 1965 und im Juni 1966 je einen reichhaltigen Laich.

Lebend beobachtet und photographiert wurden die Embryonen unter der Binokularlupe und unter dem Mikroskop bei schwachen Vergrösserungen. Zur Verdeutlichung der Kreislauforgane injizierte ich mit feinsten Glaskapillaren eine kolloidale Kohlenstoffsuspension [1]. Die Schwierigkeiten, die sich bei Objekten mit einer Gesamtlänge von ca. 2 mm ergeben (in frühen und mittleren Stadien misst der Embryo ohne äusseren Dottersack ca. 1 mm), liegen auf der Hand. Die besten Ergebnisse erzielte ich bei Injektion eines Augensinus; dabei blieb der andere, symmetrisch angelegte intakt. Bei richtig getroffenem Einstich füllt sich der Kopfsinus augenblicklich, und die Injektionsflüssigkeit schiesst sofort in die Vena cava ein, von der aus dann der Rückensinus, die Kiemenherzen und — in den späteren Stadien — auch die Kiemengefässe gefüllt werden. Da nicht unbeschränkt Injektionsflüssigkeit eingeführt werden kann, ohne dass der Embryo stark beschädigt wird, kommt es auf diese Weise zu keiner arteriellen Injektion. Immerhin ergaben sich mit dieser Methode einige wertvolle Bestätigungen zu den Befunden aus der mikroskopischen Untersuchung. Die Embryonen jüngerer Stadien (unter Stad. XI) konnten leider nicht injiziert werden; die dünne Gewebeschicht lässt sich bei aller erdenklichen Vorsicht nicht anstechen, ohne dass auch die Dotter-

[1] Wertvolle Anleitung zur Durchführung dieser Injektionen verdanke ich Herrn Doktor A. E. Stuart (Edinburgh).

hülle verletzt wird. Das Ektoderm ist hochelastisch und gibt der (vergleichsweise äusserst groben) Spitze der Kapillare so lange nach, bis eine Kontrolle des Einstichs nicht mehr möglich ist. Die Injektion der Mantelgefässe, die bei *Loligo* ohne weiteres nach oben beschriebenem Vorgehen eintrat, blieb bei *Octopus* aus.

Zur histologischen Bearbeitung wurden die Embryonen vor allem nach Bouin-Hollande und Halmy sowie in SUSA-Gemisch fixiert. Als Einbettungsmedien gelangten Paraffin (Prolabo) und Ester-wax (British Drug House) zur Anwandung. Die Esterwax-Einbettung zeitigt besonders bei der Bearbeitung des dotterreichen jüngeren Materials zum Teil bessere Resultate als die Verwendung von Paraffin. Die 7μ dicken Schnitte wurden mehrheitlich mit Hämatoxylin-Eosin und Azan gefärbt. Ferner standen mir die vorzüglichen, nach Masson gefärbten Präparate meines Freundes und Kollegen J. Marthy zur Verfügung. Zum Vergleich konnte ich ferner auf ältere Schnittserien von Arbeiten v. ORELLIS zurückgreifen.

Im Interesse einer besseren topographischen Übersicht der Sinus- und Gefässentwicklung sind die zeichnerischen Rekonstruktionen entstanden. Dazu wurden die mit Projektionsspiegel angefertigten Zeichnungen jedes oder jedes zweiten Schnittes einer vollständigen Querschnittserie in eine senkrecht zur Schnittebene stehende Grundrissebene zeichnerisch projiziert. Die so entstehenden, nicht perspektivischen Umrissbilder können die gewünschte Plastizität durch Schattierung erhalten.

Hinsichtlich der Definition des Entwicklungsstandes halte ich mich an die Stadienbestimmung nach NAEF (1928). Allerdings möchte ich hier den Ausdruck Stadium seinem ursprünglichen Sinn gemäss als Zeitabschnitt verstanden wissen, nicht als momentanen Entwicklungszustand. Ein Embryo im Stad. X in NAEFS Atlas befindet sich somit in einem Zustand, den wir als *mittleres* Stad. X bezeichnen müssen. Stad. X-XI steht entsprechend für einen mittleren Zustand zwischen spätem Stad. X und frühem Stad. XI. Es muss indessen hervorgehoben werden, dass diese Stadiendefinierung, die sich an äussere Merkmale hält, bei der Untersuchung innerer Organe nur relative Geltung hat. Häufig treten Entwicklungsverschiebungen (Heterochronien) auf, die in einem Individuum Unterschiede bis zu einer Stadieneinheit ausmachen können.

Was die räumliche Orientierung des Embryos betrifft, folge ich der herkömmlichen Bezeichnung, die der Schwimmstellung der Adultform entspricht (nicht also der älteren ,für phylogenetische Erörterungen üblichen vergleichend morphologischen Orientierung). Der Armkranz befindet sich somit vorn oder rostral, der Trichter unten oder ventral, die Spitze des Mantelsackes hinten oder caudal.

Erste Spalträume und Anlage des venösen Systems (Stad. VIII, IX)

Vor der Beschreibung der ersten Lakunenbildungen sei der Ausgangszustand im Stad. VII-VIII kurz geschildert.

Stad. VII-VIII. Der embryonale Teil der „Keimscheibe", den wir seiner Form gemäss als Embryokalotte bezeichnen können, reicht bis ungefähr an den Äquator des Eies, das zu diesem Zeitpunkt sehr viel gedrungener ist als in der frühesten Periode der Keimentwicklung und nur noch etwa zwei Drittel der Chorion-Länge einnimmt. Der ausser-embryonale Teil des Keimes, die ectodermale Dotterhülle, die von einzelnen Mesodermzellen und von dem Dottersyncytium unterlagert ist, beginnt, sich über der Rundung des vegetativen Eipoles ringförmig zu schliessen. In diesem Zustand rotiert der Embryo mit seiner Dottermasse bereits (sehr langsam) um seine Längsachse (Painlevé, Film, 1958). Noch vor dem völligen Verschluss der Dotterhülle setzt die Blastokinese ein, so dass Schnitte senkrecht zur Eiachse den Embryo in den verschiedensten Schräglagen treffen.

Der Embryo, der als relativ dünnwandige Kalotte den Dotter umgibt, zeigt eine klare Sonderung in Ectoderm, Mesoderm und die Mitteldarmanlage (Mesentoderm), die als einschichtiger, transversaler Epithelstreifen dem Dottersyncytium aufliegt (vgl. Boletzky, 1967). Als Ectodermverdickungen sind die Anlagen vor allem der Kopforgane zu erkennen, als Mesodermverdickungen die des Mantelwulstes und der Kiemenbasis, die der Mitteldarmanlage überlagert das Anlagematerial des Coelomkomplexes (Marthy, 1968) und der zentralen Kreislauforgane enthalten.

Im Zentrum der Mantelanlage ist das Schalensäckchen bereits völlig versenkt und beginnt, lateralwärts auszuwachsen. Alle übrigen Auffaltungsprozesse sind erst in ihren Anfängen zu erkennen.

In dieser letzten Phase der Dotterüberwachsung — unmittelbar vor oder mit gerade einsetzender Blastokinese — löst sich das Dottersackectoderm hinter seinem noch weiter vorrückenden Rand von der Dotteroberfläche und gibt einen vorerst äusserst flachen Spaltraum frei, der von zahlreichen Mesodermzellen, den späteren kontraktilen Aufhängeelementen des Dottersackes, durchsetzt ist. Die Embryokalotte selber steht noch in festem Zusammenhang mit dem Dottersyncytium.

Im Laufe der Blastokinese löst sich der vorderste Abschnitt des Embryos ebenfalls teilweise von der Dotteroberfläche ab.

Stad. VIII. Im Stad. VIII (Abb. 1) reichen diese frühesten Spalträume bis auf die Höhe von Stomodaeum und Statocystenanlagen, wo sie gleichzeitig auch am ausgeprägtesten in Erscheinung treten (Abb. 2). Ihre übrigen Teile entsprechen in ihrer Tiefe einer Zell-Lage, indem die zahlreich eingestreuten Mesoderm-

zellen sowohl mit dem überlagernden massiven Mesodermgewebe als auch mit dem Dotterepithel in fester Verbindung stehen.

Armkranz, Mundfeld und die Anlagen von Augen und optischen Ganglien liegen dem Dotter weitgehend geschlossen an.

Tiefere Lakunen [1] sind — wie oben erwähnt — einzig im hintersten Teil dieser frühen Spalträume zu verzeichnen (Abb. 2). Auch ihre Tiefe entspricht indessen nur der weniger Zelleinheiten. So haben sich auf beiden Seiten des Stomodaeums bei dessen Einfaltung grössere Lakunen geöffnet, die lateral- und caudalwärts rasch verstreichen. Auf der Ventralseite erweitert sich die von den Ventralarmen seitlich eingeengte Spalte zu einer deutlich tieferen Lakune, die sich zwischen den flachen Gruben der Statocystenanlagen ausbreitet. In Querschnittpräparaten fällt an ihr das weitgehende Fehlen von Mesodermelementen über mehrere Schnitte auf. In Anlehnung an die Bezeichnung „Gürtelband“, die Naef für das oberflächliche Verbindungsstück der Statocystenanlagen verwendet, möchte ich diesen im folgenden wichtigen Blutraum als „Gürtelsinus“ [1] bezeichnen. Den hinteren Abschluss dieser ventralen Lakunenzone bilden die Anlagen der Visceralganglien, die vom Hinterrand der Statocystenanlagen medialwärts ziehen, sowie medial der anschliessende massive Mesodermkomplex mit der frühen Mitteldarmanlage.

Im hinteren Teil der Embryokalotte fällt an der dünnen dorsalen Decke, die eine klare Unterscheidung von Ecto- und Mesoderm nicht mehr zulässt, eine starke Auflockerung der untersten Zellschicht auf.

Besondere Aufmerksamkeit verdienen zwei kleine Spalten, die seitlich im Mesoderm über den Leberteilen der Mitteldarmanlage auftreten (Abb. 3). Rostralwärts verstreichen sie unter den Anlagen der Visceralganglien. Ihr caudal blind endender hinterer Teil ist vom umgebenden Mesoderm mitunter auffällig scharf begrenzt. Sie bezeichnen das Zentrum der Mesodermaufspaltung, die zur Ausbildung des noch lange zweiteiligen Sinus posterior führt.

Die Spalträume in dieser ersten Phase der Sinusbildung sind zweifellos alle mit Flüssigkeit gefüllt. Auf den Schnittpräparaten erscheint das Sediment in den Lakunen stellenweise sehr locker ausgeflockt. Ein Vergleich mit älteren Stadien zeigt aber, dass sich diese Struktur nicht wesentlich ändert, in den später grösseren Sinusräumen indessen weniger auffällig wird. Nur solche mit Sediment gefüllte Spalträume lassen sich — besonders in diesen frühen Stadien — mit einiger Sicherheit als Lakunen erkennen. Andererseits kann anhand histologischer Schnitte oft nicht entschieden werden, ob dem Dotter anliegendes Gewebe mit diesem fest verbunden ist oder nur in engem Kontakt ohne plasmatischen Zusammenhang

[1] Die Bezeichnungen „Lakune“ und „Sinus“ werden im Folgenden wahlweise verwendet, indem eine Unterscheidung nach herkömmlichem Muster in der frühen Ontogenese nicht möglich ist. Sowohl Sinus als auch Gefässe bilden sich aus lakunären Spalträumen (s. Naef, 1909).

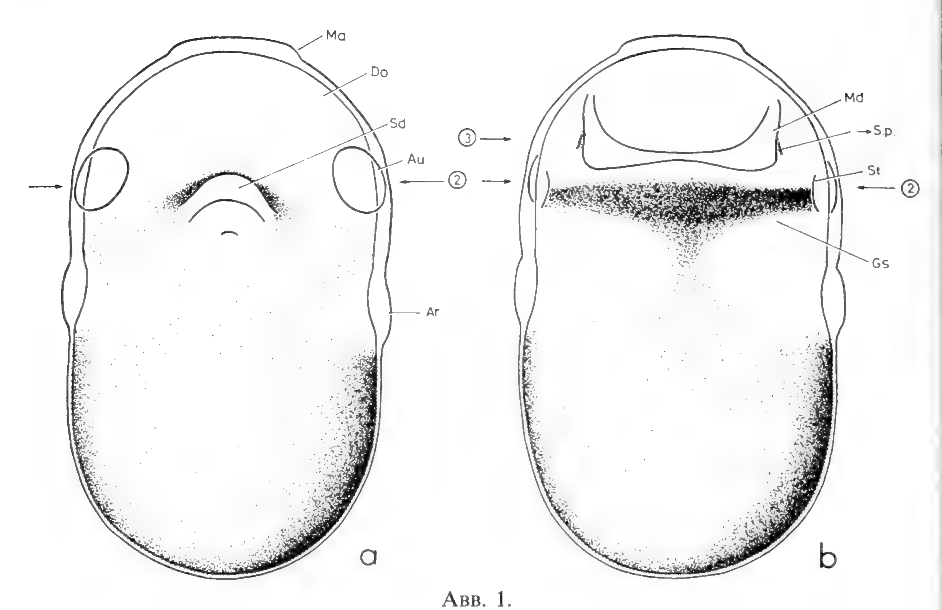
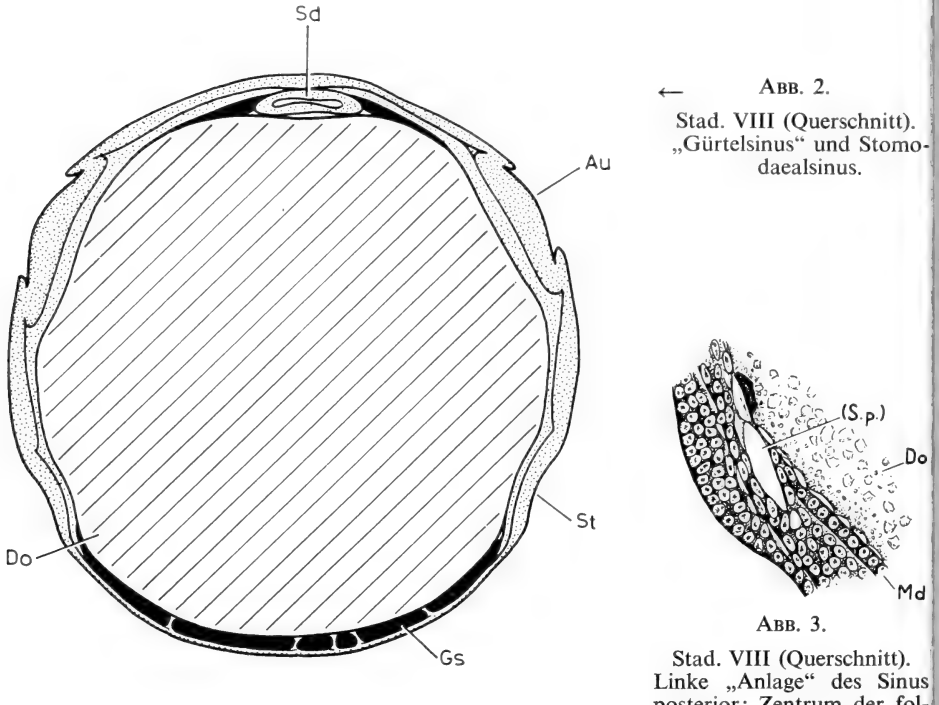


ABB. 1.

Stad. VIII. *a)* dorsal; *b)* ventral.
Die mit 2 und 3 bezeichneten Schnittebenen weisen auf die Abb. 2 und 3 hin; entsprechend in allen folgenden Totalansichten (Rekonstruktionen).



← ABB. 2.

Stad. VIII (Querschnitt). „Gürtelsinus“ und Stomodaealsinus.

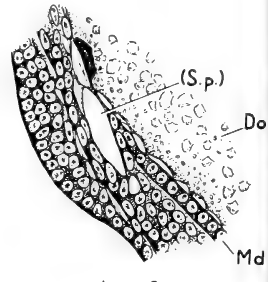


ABB. 3.

Stad. VIII (Querschnitt). Linke „Anlage“ des Sinus posterior: Zentrum der folgenden Mesodermaufspaltung.

mit ihm steht. Durch Gewebekontraktionen und den gegenseitigen Druck der plastischen Dottermasse können seichte Lakunen scheinbar verschwinden.

Stad. IX. Als Erweiterung der kleinen seitlichen Mesodermspalten über der Mitteldarmanlage lockert sich im Stad. IX das Mesoderm über und hinter deren seitlichen Teilen auf (Abb. 4). Die neu entstehenden Lakunen sind reichlich mit Mesodermzellen durchsetzt, die, durch lange Plasmaausläufer mit dem umliegenden Gewebe verbunden, ein lockeres retikuläres Füllgewebe bilden (Abb. 5 c). Die hinteren Teile (über und hinter der Mitteldarmanlage) dieser paarigen Lakunen sind allseitig von Mesoderm umgeben, das auf der Oberfläche des Dottersyncytiums zwar stellenweise zu dünnstem Epithel ausflacht, immer aber eine weitgehend geschlossene Mesodermbedeckung des Dotterorgans bildet. Dies ist insofern erwähnenswert, als es die prinzipielle Übereinstimmung mit dem entsprechenden Prozess bei Decapoden zeigt, bei denen der Sinus posterior durch eine sehr ausgeprägte Mesodermauflockerung entsteht (NAEF, 1909). Auf der Dorsalseite ziehen sich die lateral schon recht tiefen Lakunen als immer flachere Spalträume gegen den medianen Ausläufer des Mantelwulstes hin. Ventral nähern sie sich einander hinter der Mitteldarmanlage, bleiben aber durch teilweise lokkeres Mesoderm voneinander getrennt.

In dem massiven Mesodermgürtel, der die Mitteldarmanlage überlagert, öffnet sich zwischen Kiemenbasis und Enddarmregion je eine direkte Verbindung zwischen dem Gürtelsinus und den ventralen Teilen des Sinus posterior, der im übrigen noch weiter caudalwärts vorrückt (Abb. 5 c). Diese neuen Längsverbindungen, kurze, vorerst äusserst enge Kanäle, sind die Anlagen der Venenschenkel. Ihr Lumen ist zu Beginn noch unscharf durch das umgebende Mesoderm begrenzt, das durch auffällige Mitoseaktivität aber bereits die Erweiterung und epitheliale Auskleidung einleitet.

Besondere Aufmerksamkeit verdienen ferner die Kopforgane, deren kräftige Entwicklung mit einer umfangreichen Lakunenbildung verbunden ist. Die Anlagen der Augenganglien haben sich aus dem Ectodermverband weitgehend gelöst. Sie ziehen als massive Leisten vom Stomodaeum unter dem vorderen Teil der nun geschlossenen Augenblasen durch zu den ventrolateralen Teilen der auffälligen Ectodermverdickungen (Abb. 5 a). Ventralseits des Auges sind sie vollständig von Blut umspült, auf der Dorsalseite stösst ein oberer Sinusausläufer caudalwärts über die Ganglienleiste vor. Damit ist die Ausbildung der Augensinus in vollem Gange. Sie bilden zusammen mit dem Stomodaealsinus und dem Gürtelsinus, der noch näherer Erläuterung bedarf, einen den Dotter rings umschliessenden Sinus cephalicus, der dorsal durch flache Lakunenspalten, ventral durch die frühen Venenschenkel mit dem zweiteiligen Sinus posterior in Verbindung steht.

Der Gürtelsinus bildet zwischen den eingesenkten Statocystenanlagen eine breite, transversale Rinne, die an lebenden Embryonen ebensosehr wie auf

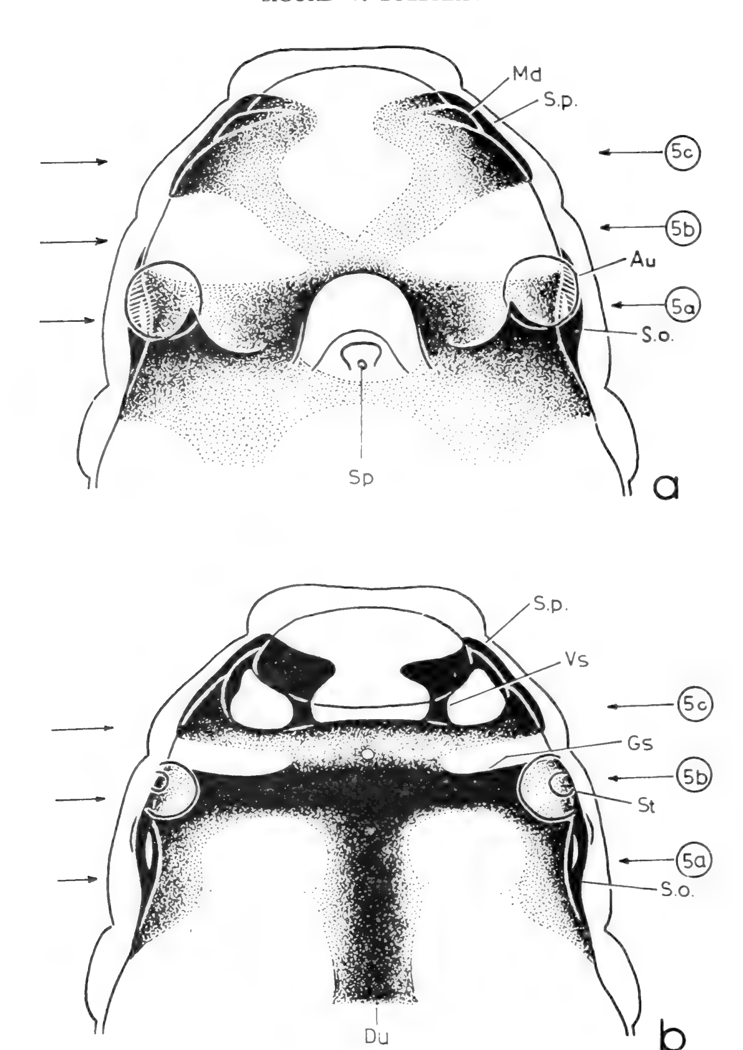


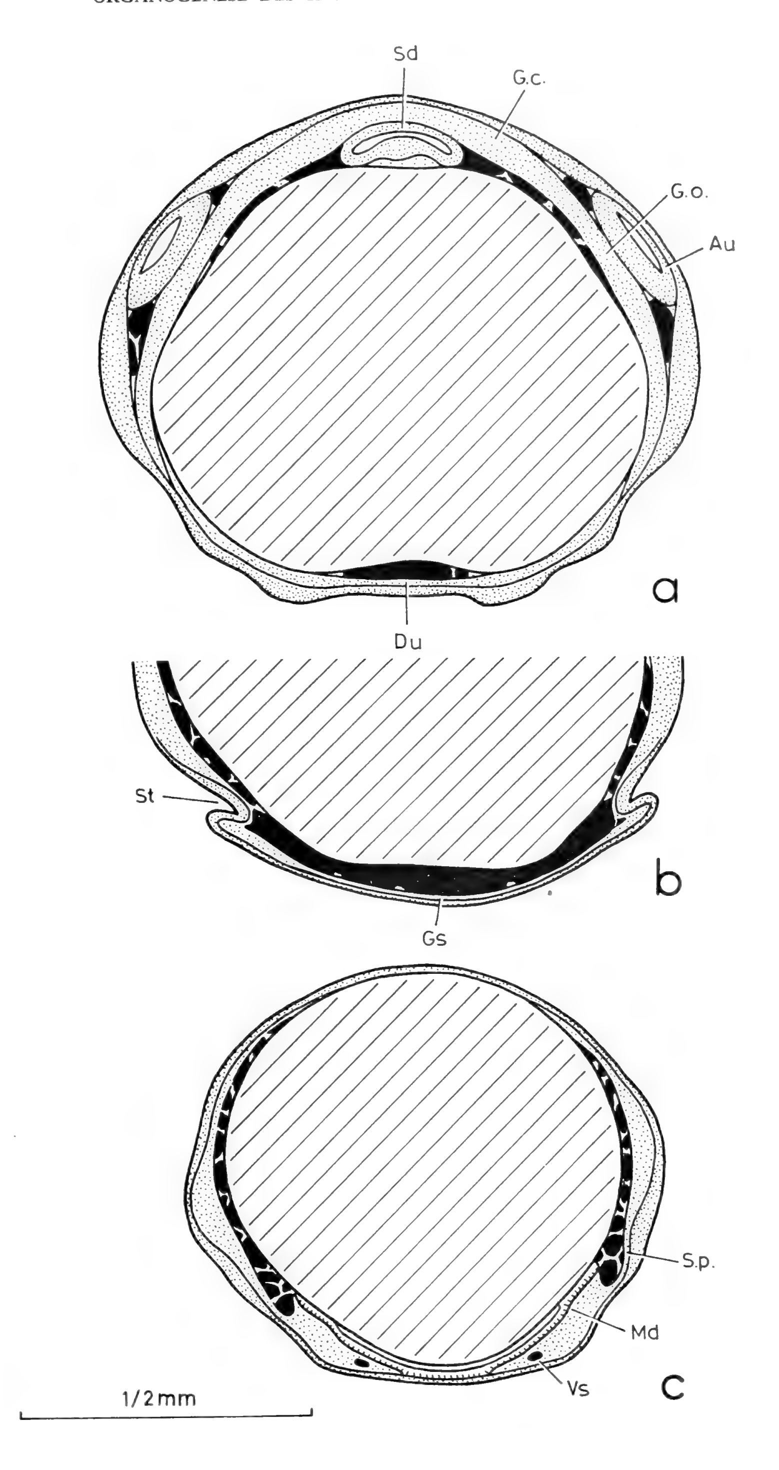
ABB. 4.

Stad. IX. *a)* dorsal; *b)* ventral.

ABB. 5.

Stad. IX (Querschnitte).

a) Augensinus, Stomodaealsinus und unteres Dottergefäss.
b) Gürtelsinus mit einigen an seiner ventralen Aussenwand verbliebenen Mesodermkernen.
c) Sinus posterior mit zahlreichen Mesodermzellen, auf der Höhe der Mitteldarmanlage; frühe Venenschenkel.


Sd
G.c.
G.o.
Au
a
Du
St
b
Gs
S.p.
Md
Vs
c
1/2mm

Längsschnitten als Depression der Dotteroberfläche auffällt (Abb. 5 b). Die zähflüssige, von ihrem syncytialen Hüllepithel zusammengehaltene Dottermasse ist in hohem Masse plastisch verformbar. Waren die Mesodermelemente, die mit ihren Zellausläufern Dottersyncytium und Embryogewebe miteinander verbinden, schon im Stad. VIII im Gürtelsinus äusserst spärlich vorhanden, so fehlen diese Ausläufer jetzt in seiner gesamten Querausdehnung zwischen den Statocysten in einer Breite von mehr als 50 μ. Lediglich einige Zellkerne sind der Aussenwand anliegend noch festzustellen. Die eigenartige Erscheinung der Dottereinsenkung lässt sich allein durch dieses Fehlen von Aufhängeelementen erklären. In allen übrigen Sinusteilen sind sie in diesen frühen Stadien noch zahlreich vorhanden; entsprechend geringe Einsenkungen zwischen ihren Ansatzstellen am Dottersyncytium lassen aber die gleiche Druckwirkung der Blutflüssigkeit erkennen. Auffällig ist schliesslich, dass die äussere Begrenzung des Gürtelsinus durch ein zwar dünnes, aber geschlossenes Plattenepithel mit flachen, dicht liegenden Kernen gebildet wird, während die übrigen Sinusteile allenfalls lockere, membranöse (kernarme) Wandungen besitzen.

Diskussion. Die Ausbildung von Lakunen, die in mehr oder weniger ausgeprägter Weise aus Mesodermaufspaltungen hervorgehen und somit als Schizocœl erscheinen, nötigt zu einer kurzen Auseinandersetzung mit einer Theorie, laut derer Teile des Sinus-Systems der Octopoden aus primärer Leibeshöhle herzuleiten sind.

Im Zusammenhang mit der Frage, ob das Blutgefäss-System der Cephalopoden als offen oder geschlossen zu bezeichnen sei, schreibt GRIMPE (1913, p. 536*f.*): „Jetzt hat man sich aber mit Milne-Edwards für die Annahme erklärt, dass derartige Blutlakunen, wie man sie auch bei Cephalopoden vorfindet, der typischen Gefässwandung entbehren und demnach mit Blut erfüllte Hohlräume des Körpers repräsentieren. So ist besonders oft die primäre Leibeshöhle oder ein Teil derselben eine solche Lakune, die in den Dienst des Kreislaufs tritt. ...Es bestehen demnach zwischen Leibeshöhle und Blutgefässsystem gewisse enge Beziehungen; ...Bei den Octopoden muss man scharf zwischen primärer Leibeshöhle, die als Schizocoel mit Blut erfüllt ist, und der sekundären Leibeshöhle, der bis auf das „Wassergefässsystem" reduzierten Visceropericardialhöhle, unterscheiden. Bei den Decapoden tritt die erstere völlig zurück, während die Visceropericardialhöhle eine grössere Bedeutung gewinnt." Und bei der Besprechung des Sinus mesentericus (p. 561): „Der also die eigentliche primäre Leibeshöhle darstellende Sinus venosus mesentericus (das Schizocoel der octopoden Cephalopoden)...".

Als Schizocoel (Pseudocoel, primäre Leibeshöhle) bezeichnen wir Höhlen und Spalträume, die in Mesenchym zwischen Ecto- und Entoderm auftreten und aus Blastocœl abgeleitet werden können. Unter der Voraussetzung, dass das Dotterepithel als (transitorisches) Entoderm zu betrachten ist, müssen wohl alle um den Dotter auftretenden Spalträume, die nicht dem Coelomkomplex (s. MARTHY, 1968) angehören, als Schizocoel bezeichnet werden. Aus den bisher geschilderten Vorgängen ergibt sich somit, dass einerseits der gesamte Kopfsinus und seine Verbindungen zum Palliovisceralkomplex, andererseits aber auch die im mesenchymalen Mesoderm liegenden Spalträume von Sinus posterior und Venenschenkeln Schizocoel darstellen. Wie schon NAEF (1909) hervorhebt, entstehen die Wandungen, die einen Teil dieser Spalträume

später zu Gefässen definieren wird, durch epitheliale Anordnung des umliegenden Mesoderms, können also nicht als echte Epithelien bezeichnet werden.

In die Adultorganisation gehen über: der Kopfsinus — der (reduzierte) Sinus posterior — dessen rostrale Fortsetzung, die sich mit der weiteren Mitteldarmentwicklung zum vorderen Teil des Sinus mesentericus ausdifferenzieren wird — die (veränderten) Venenschenkel. Die primäre Leibeshöhle kann beim Adulten folglich nicht durch den Sinus mesentericus allein repräsentiert werden. Er ist lediglich eine den Decapoden fehlende Sonderbildung der Octopoden, deren Zustandekommen wohl nur im Zusammenhang mit der octopodentypischen Ausgestaltung des primär paarigen Hepatopancreas und der Ingluvies erklärt werden kann. Ein in gleicher Weise wie bei Octopoden entstandener Sinus cephalicus kommt aber auch den Decapoden zu. Das Gleiche gilt für den Hauptteil des Sinus posterior und die Hohlvene.

Ohne hier näher auf die zahlreichen Fragen, die sich in diesem Zusammenhang aus der Sonderentwicklung (Discoblastula) der Cephalopoden ergeben, einzugehen, können wir nach dem Vorstehenden doch feststellen:

Hinsichtlich Vorhandensein oder Fehlen von Abkömmlingen einer primären Leibeshöhle unterscheiden sich Decapoden und Octopoden nicht grundsätzlich voneinander. Auf keinen Fall kann der nur den Octopoden zukommende Sinus mesentericus allein als primäre Leibeshöhle bezeichnet werden.

Dass die sekundäre Leibeshöhle (das Pericardcoelom) der Octopoden zudem erst spät in der Ontogenese zum sog. „Wassergefässsystem" reduziert wird, ist aus den Untersuchungen Marthys (1968) zu ersehen.

Erste Kreislaufperiode: die Stadien der reinen Dottersackzirkulation (Stad. IX-XII)

Die Bedeutung des Dottersackkreislaufs für die Organogenese des Embryos ist von Portmann (1926) in umfassender Weise dargelegt worden. Seine Beschreibung dieses frühen Kreislaufmechanismus, den er bei *Loligo vulgaris* untersucht hat, trifft im Wesentlichen auch auf *Octopus* zu.

Gegen Ende des Stadiums IX setzen die ersten, noch schwachen Pulsationen des äusseren Dottersackes ein. Periodisch erfolgende Kontraktionswellen laufen von der Mundseite über den ganzen Dottersack und enden ventral am Eingang des sog. unteren Dottergefässes, der zwischen den Ventralarmen ins Innere des Embryos führenden Sinusverbindung. Im Gegensatz zu *Loligo* kommt es bei *Octopus* nicht zur Ausbildung eines eigentlichen oberen Dottergefässes, vielmehr geht der Stomodaealsinus in beträchtlicher Breite in den äusseren Dottersinus über.

Im Stad. XII der *Octopus*-Entwicklung, auf dem Höhepunkt dieser ersten Kreislaufperiode, überlaufen bei einer Temperatur von 22° C 5 bis 7 Kontraktionswellen in der Minute den Dottersack; jede Welle benötigt dazu 4 bis 5 Sekunden; bis zum Einsetzen der nächsten Pulsation verstreichen wiederum 4 bis 5 Sekunden (vgl. Portmann, 1926). Die Strömung, die durch diese Pulsationen erzeugt wird,

führt dem Embryo Blut zu, das im äusseren Dottersacksinus wohl besonders intensiv mit gelösten Nährstoffen durch die grosse Oberfläche des Dotterepithels und mit Sauerstoff durch die dünne äussere Hülle angereichert wird.

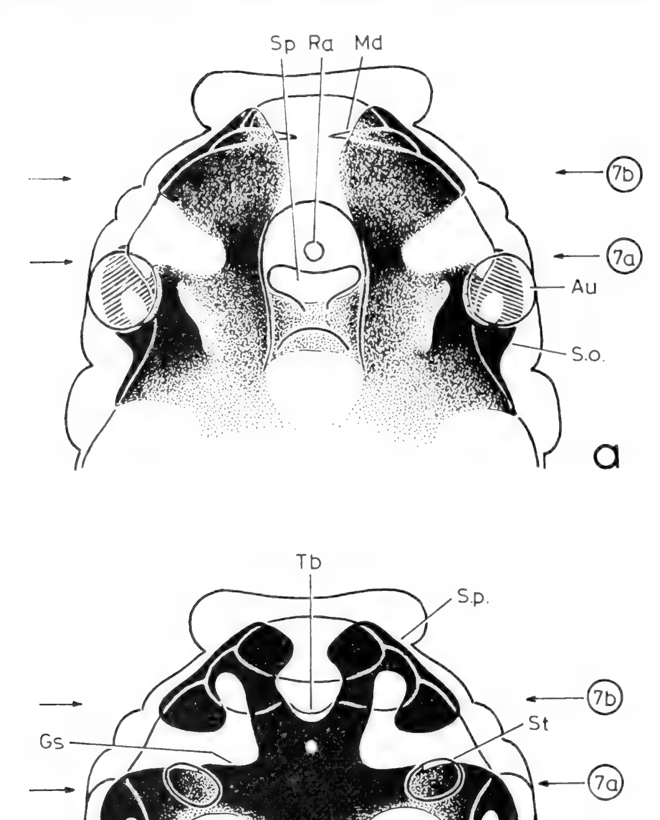
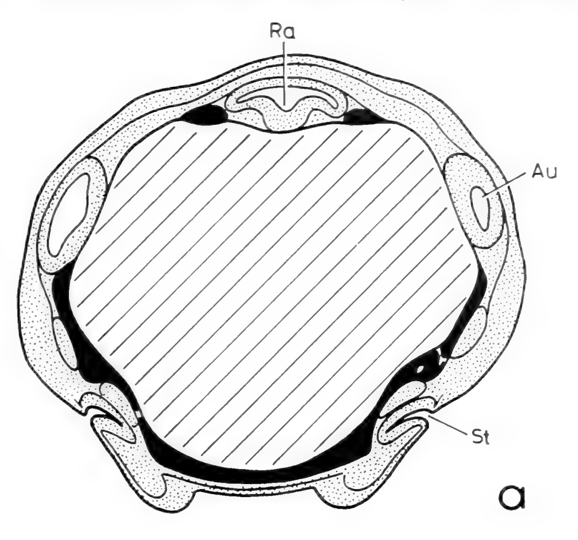


Abb. 6.
Stad. X. *a)* dorsal; *b)* ventral.

Der äussere Dottersack der *Octopus*-Embryonen wird durch das enge Chorion in seine längliche Form gepresst. Die spezifischen Druckverhältnisse, die daraus resultieren, dürften für eine Besonderheit des Dottersackpulses bei *Octopus* verantwortlich sein: Vor allem in der Seitenansicht äussert sich die Kontraktion des Dottersackes (bzw. der kontraktilen Elemente, die den Dottersinus durch-

ziehen) vorwiegend in einer Schwingungsbewegung der Dottermasse, indem scheinbar eine Dilatationswelle des Dotters die (dem Chorion fest anliegende)



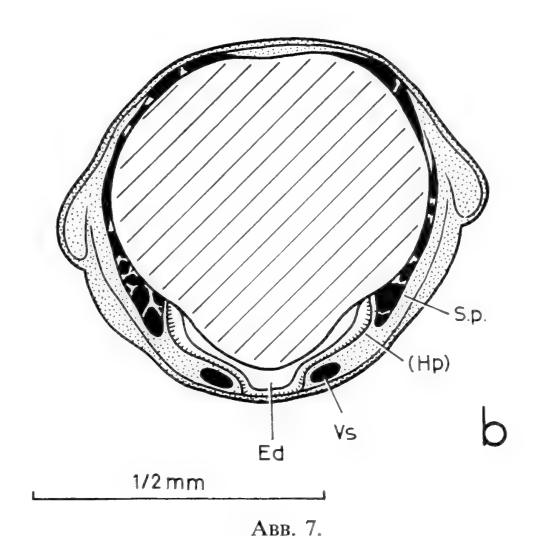


ABB. 7.

Stad. X (Querschnitte).
a) Stomodaeal- und Gürtelsinus; *b)* Sinus posterior und Venenschenkel.

Ectodermhülle von innen bestreicht. Unmittelbar sichtbar wird die Dottersackkontraktion nur in den freien (dem Chorion nicht anliegenden) Partien, besonders ausgeprägt in den proximalen, stark ausgebildeten Kontraktionszonen. Bei

freipräparierten *Octopus*-Embryonen kugelt sich der Dottersack sofort ab, un seine Pulsationen äussern sich in der für *Loligo* bekannten Art.

Die Organogenese zeichnet sich in der ersten Kreislaufperiode augenfälli in der Reduktion der innerembryonalen Dottermasse ab. Auf die radiäre Konzentration des Embryonalgewebes, die Abschnürung des Dotterendes durch di Mitteldarmanlage und die gleichzeitige Einengung des Dotters durch den Ganglienring ist schon an anderer Stelle hingewiesen worden (vgl. BOLETZKY, 1967) Diese beiden Organkomplexe vor allem spielen die Rolle von „Schrittmachern" für das Sinussystem, das in der Folge der Darm- und Ganglienentwicklung ein massive Vertiefung vom Stad. X an erfährt, ohne dass aber die räumliche Zunahme mit einer weiteren Ausdehnung verbunden wäre.

Stad. X. Die weiterhin getrennten Teile des Sinus posterior gewinnen vo allem seitlich und hinter der Mitteldarmanlage, deren Schenkel sich dorsal zusammenschliessen, an Tiefe. Die kurzen Venenschenkel haben ihr Lumen erweitert und lassen jetzt eine dünne epitheliale Auskleidung erkennen. Sie sin etwas näher zusammengerückt durch die ventrale Abhebung der Enddarmanlage die rostral als leichte Ausbuchtung die Anlage des Tintenbeutels zeigt (Abb. 6) Vor dieser Ausbuchtung verbindet ein Mesoderm-„Pfeiler", der schon im Stad. IX hinter dem Gürtelsinus zu finden ist, die dünne ventrale Mesodermschicht mi dem Dotterepithel. Er ist insofern von Bedeutung, als er die spätere Gabelungsstelle der Hohlvene bezeichnet, die erst im Laufe der nachträglichen Umlagerun des Enddarmkomplexes (Stad. XV-XVI) aufgehoben wird.

Durch die weitere Einstülpung des Stomodaeums hat sich der Stomodaealsinus in zwei kurze Kanäle ausgeweitet, die das Blut aus den flachen dorsalen Teilen des Sinus posterior aufnehmen (Abb. 7 a). Die schon im Stad. IX vorhandene, unter dem Stomodaeum durchziehende Querverbindung des Stomodaealsinus hat sich durch die caudale Verlagerung der Speicheldrüsenanlagen verbreitert (Abb. 6 a).

Durch die einsetzende Massierung der Kopfganglien öffnet sich zunächs die im Stad. IX angebahnte Sinus(längs)verbindung über den Augenganglien auf der Dorsalseite der Augenblasen. Die relativ schwach ausgebildeten Pedalganglien lösen sich erst jetzt vom Ectoderm und leiten damit die Ausbildun der später wichtigen ventromedialen Längskanäle der Augensinus ein. Je ein zwischen Dotteroberfläche und Statocysten verlaufende Querverbindung läss einen Teil des einströmenden Blutes aus dem Gürtelsinus, dessen seitliche Ausdehnung durch die Statocysten zusehends reduziert wird, direkt in die Augensinus einströmen. Zusammen mit dem Anteil, der die Venenschenkel und den Sinus posterior passiert hat, gelangt das Blut der Augensinus auf der Dorsalseite wieder auf den äusseren Dottersack.

Stad. XI. Die im Stad. X einsetzende Differenzierung des Sinus- und Hohlvenensystems intensiviert sich mit der zunehmenden Einengung des Dotters durch

Mitteldarm und Ganglien (Abb. 8). Abgesehen von der räumlichen Vergrösserung der Lakunen nähern sich einerseits die beiden Hälften des Sinus posterior einander stark an, andererseits grenzen sich die Augensinus schärfer von den übrigen Teilen des Kopfsinus ab. So haben sich etwa die oben erwähnten ventromedialen Längskanäle aus flachen Lakunenspalten zu scharf begrenzten Gängen von rundlichem Querschnitt herausgebildet (Abb. 9 a). Der äussere Ring des Augensinus schliesst sich hinter dem Bulbus. Eine neue Sinusverbindung öffnet sich ferner ventral vor dem Pedalganglion, die das untere Dottergefäss mit den vordersten Teilen jedes Augensinus verbindet (Sinus brachialis).

Die Spitze der weiter ausgebuchteten Tintenbeutelanlage hat den früher erwähnten Mesodermpfeiler erreicht. Der kurze unpaare Venenabschnitt, der vor dieser neuen Gabelungsstelle liegt, ist durch die Visceralganglien begrenzt, ist also noch dem Kopfteil zuzurechnen. Eine unpaare Körpervene besitzt der immer noch sehr kurze Palliovisceralkomplex nicht. Sie wird erst in späteren Stadien im Zusammenhang mit der Umlagerung des Enddarms ausgebildet (s. auch Taf. I, 1.).

Stad. XII. Im Gegensatz zum Stad. XI, in dessen Verlauf das frühe Kreislaufsystem sich vor allem in seinen Proportionen verändert und nur wenige Neubildungen auftreten, ist das Stad. XII durch die Anlage wichtiger Teile des definitiven Blutgefäss-Systems gekennzeichnet (Abb. 10). Vorerst seien aber kurz die Veränderungen der schon bestehenden Teile besprochen.

Mit dem caudal nahezu vollständigen Verschluss des Mitteldarmes treffen die beiden Hälften des Sinus posterior unter dem Rest des Dottersackendes, das in Form eines Zapfens aus dem Magenteil ins Mesoderm ragt, zusammen. Durch die noch im Stad. XII beginnende Auflösung der dünnen Trennwand entsteht der für die folgenden Stadien charakteristische einheitliche Sinus posterior, der sich im Zuge der einsetzenden Verlängerung des Eingeweidesackes weiter vom Dotter abhebt (schon vor der völligen Verschmelzung reichen seine beiden Kammern etwas weiter caudalwärts als der Dotterzapfen). Auf der Ventralseite folgt er den Leberschläuchen, die sich immer näher zu einander lagern, und buchtet sich jederseits vor deren Enden medialwärts aus. Auf der Dorsalseite setzt er sich wie bisher auf beiden Seiten der Ingluvies-Anlage als Rückensinus in den Stomodaealsinus fort. Eine Grenze zwischen Rücken- und Kopfsinus lässt sich nicht festlegen; die hinteren Speicheldrüsen, die später im Sinus mesentericus liegen werden, reichen jetzt noch nicht über das Stomodaeum hinaus. Die hinteren Querverbindungen der Augensinus zu den medialen Teilen des Sinus cephalicus werden infolge der weiteren Ganglienmassierung wieder eingeengt, so dorsal durch die Cerebralganglien, ventral durch die Pedalganglien. Dagegen erweitern sich die seitlichen Verbindungen vor der ventral geschlossenen Spange des Pedalganglions und bilden einen Sinusring an der Basis der Armanlagen (Sinus brachialis). Es handelt sich hier aber nicht etwa um die Anlage des defini-

tiven Armvenenringes, der an der Aussenseite der Armbasen verläuft; er wird erst im Stad. XV ausgebildet.

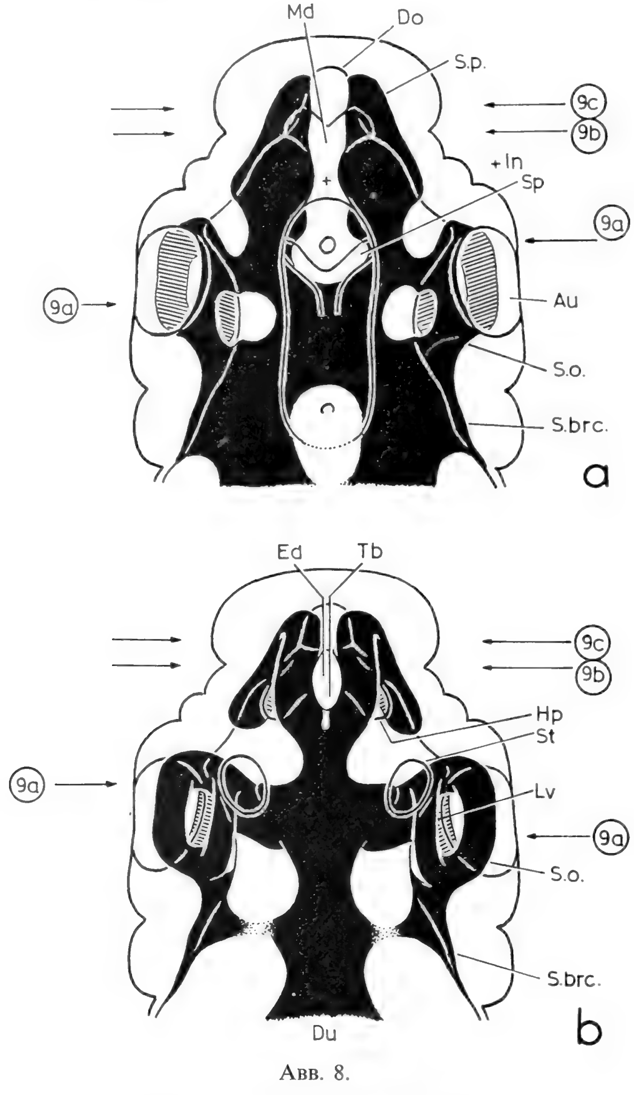


ABB. 8.
Stad. XI. *a)* dorsal; *b)* ventral.

Die Umlagerung und Neuverbindung der ventralen Teile der Augensinus mit der Kopfvene, die uns später noch beschäftigen wird, beginnt sich mit der medialen Konzentration und Kommissurbildung der paarigen Ganglienanlagen abzuzeichnen. Die Kommissur der Pedalganglien bildet sich der ventralen Kopfdecke anliegend und drängt das untere Dottergefäss gegen den Dotterhals. Gleich-

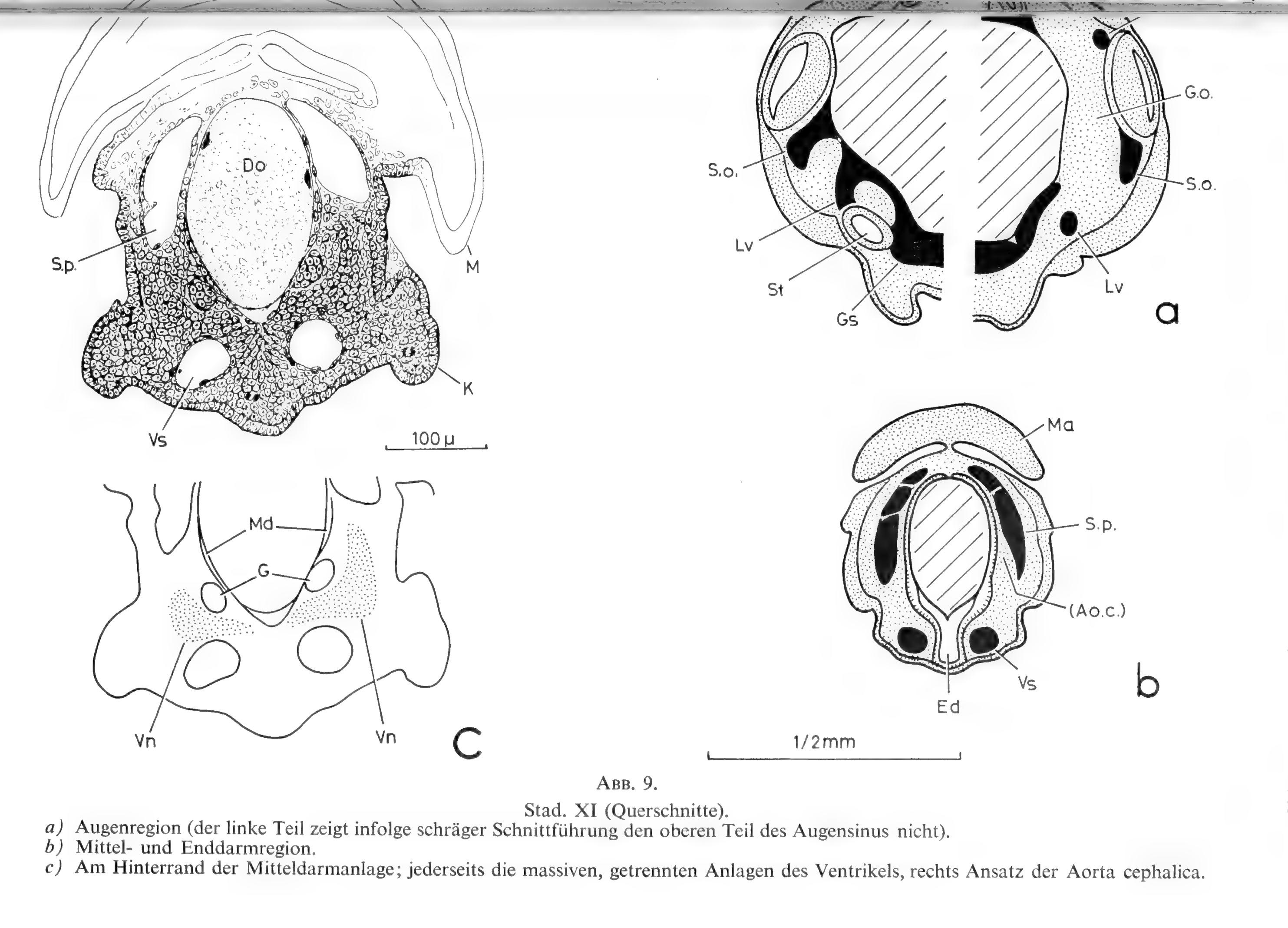


ABB. 9.

Stad. XI (Querschnitte).

a) Augenregion (der linke Teil zeigt infolge schräger Schnittführung den oberen Teil des Augensinus nicht).
b) Mittel- und Enddarmregion.
c) Am Hinterrand der Mitteldarmanlage; jederseits die massiven, getrennten Anlagen des Ventrikels, rechts Ansatz der Aorta cephalica.

zeitig werden die ventromedialen Längskanäle der Augensinus medialwärts gezogen. Hinter der Ausweitung zwischen den Statocysten (dem Rest des Gürtel-

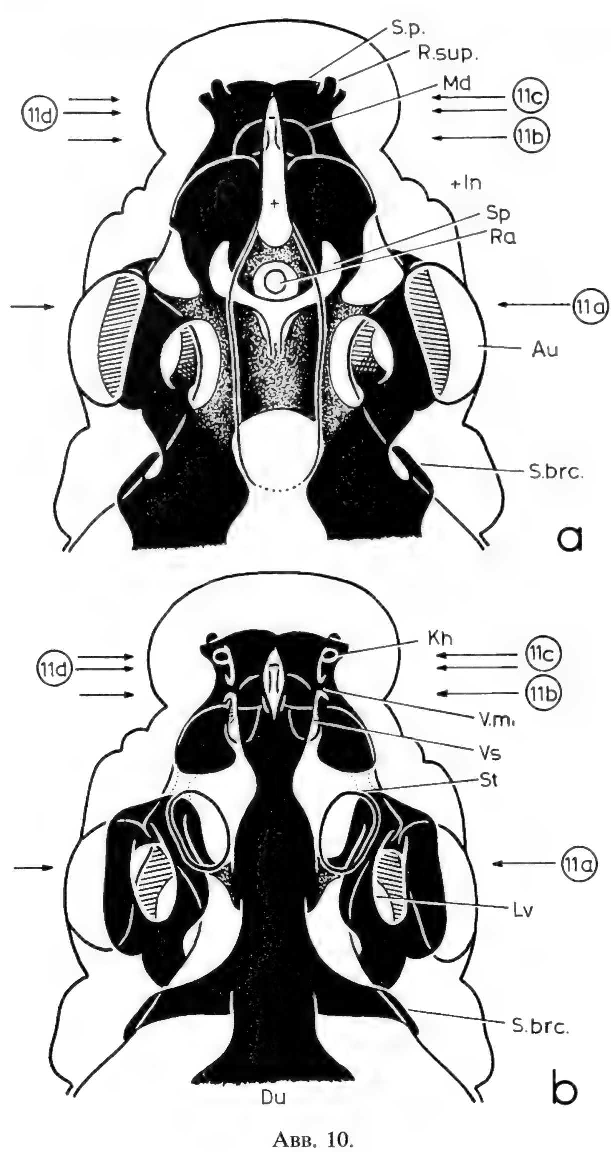


ABB. 10.
Stad. XII. *a)* dorsal; *b)* ventral.

sinus) (Abb. 11 a) verengt sich die Kopfvene wiederum, in diesem Fall aber unter der Kommissur der Visceralganglien, die sich dem Dotter anliegend ausformt.

Als wichtige Neubildungen treten die Anlagen der Kiemenherzen, der Mesenterialvenen und der Mantelvenen auf; auf das Erscheinen der Herzanlagen kommen wir im folgenden Kapitel zurück.

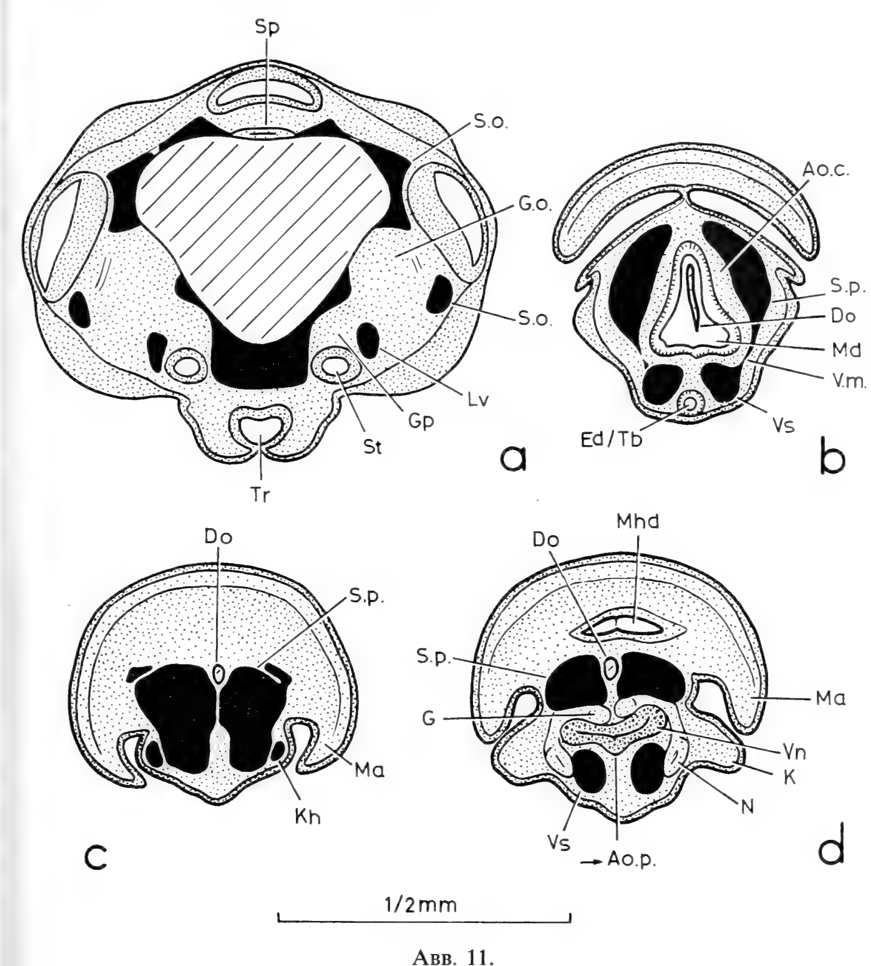


Abb. 11.

Stad. XII (Querschnitte).

a) Kopfabschnitt, Verbindung von Gürtelsinus zu Augensinus.
b) Mitteldarmregion, Durchbruch der Venae mesentericae.
c) Anlage der Kiemenherzen und der Mantelvenen; Sinus posterior noch mit Mittelseptum.
d) Die zum Herzschlauch vereinigten Ventrikelanlagen (Lumen erst als feine Spalte angedeutet) mit den Ansätzen der vorderen und der hinteren Aorta.

Die Kiemenherzanlagen zeigen sich hinter den Nierenanlagen als kleine Spalträume im Mesoderm der Kiemenbasis (Abb. 11 c). Sie liegen den Venenschenkeln unmittelbar unter der Einmündung in den Sinus posterior seitlich an. Die Gefässwand bricht an der Stelle der Anlagen schon kurz nach deren Er-

scheinen durch. In seinen hintersten latero-dorsalen Teilen dringt der Sinus posterior einerseits lateralwärts in das Mesoderm der Mantelanlage vor, andererseits dorsocaudalwärts in Form zweier kurzer Kanäle, die vorerst über dem querliegenden Schlauch der Schalendrüse enden. Diese beiden doppelseitigen Ausbuchtungen stellen — zusammen mit den Sinusteilen, aus denen sie hervorgehen — die Anlagen der Mantelvenen dar, deren proximale Teile sich allerdings erst später ausbilden werden.

Die Venae mesentericae schliesslich, die doppelte definitive Verbindung zwischen dem späteren Sinus mesentericus und den Venenschenkeln, bilden sich als Mesodermaufspaltungen an der Basis der Leberschläuche, indem sich jederseits eine dorsale Ausbuchtung des Venenschenkels mit einer ventralen Ausbuchtung des Sinus posterior verbindet (Abb. 11 b).

Die Anlagen treten völlig symmetrisch auf; die spätere Asymmetrie ergibt sich erst im Laufe der Ausdifferenzierung des Sinus mesentericus.

Die Ausbildung der zentralen Kreislauforgane: Ventrikel und Kiemenherzen (Stad. XII, XIII)

Ventrikel — Stad. XII. Mit dem caudalen Verschluss der Mitteldarmanlag im Stad. XII ist — wie oben beschrieben — die Vereinigung der beiden Hälfte des Sinus posterior verbunden. In unmittelbarem Zusammenhang mit diese beiden Vorgängen steht die mediale Verschmelzung der Mesodermkomplexe die jederseits an der Kiemenbasis — in der Beuge der Venenschenkel vor dere Einmündung in den Sinus posterior — liegen (Abb. 9 c). Von der Dotteroberfläch sind diese Komplexe seit den frühesten Organogenesestadien durch die ventro lateralen Teile der Mitteldarmanlage getrennt. Ihr medialer Zusammenschlus erfolgt dieser Lage gemäss hinter dem Coecalteil (Abb. 11 b, d). Der somit ein heitliche, querliegende Wulst setzt sich dorsalwärts in das über Magen und Inglu vies liegende Mesoderm fort; von diesen am Magen aufsteigenden Verbindunge ist die rechte deutlich massiver (Abb. 9 b, c, 11 b). Das dem Enddarm (zwische den hintersten Teilen der Venenschenkel) anliegende Gewebe schliesslich stel einen ventralen Ausläufer der verschmolzenen Mesodermkomplexe dar (Abb. 11 c 12 a).

In der Gesamtheit der genannten Teile (dem Mitteldarm anliegender Tran versalwulst — rechter aufsteigender Wulst — hinterer ventraler Ausläufer) lie uns die Anlage von Ventrikel, Aorta cephalica und Aorta posterior vor. Die do sale und laterale Begrenzung der (durch die Verbindung mit dem Mitteldarm leicht gekrümmten Herzanlage (Abb. 12) bilden die Gonaden- und Perikar teile der Coelomanlagen (Abb. 11 d; s. Marthy, 1968).

Die Kenntnis des oben geschilderten Prozesses, der zur Vereinigung der paarigen Herzanlagen führt, ist deshalb besonders wichtig, da eine deutliche Strukturierung (Zellschichtung) praktisch erst mit ihrer und die Lumenbildung sogar erst nach ihrer medialen Vereinigung sichtbar wird. Bei flüchtiger Be-

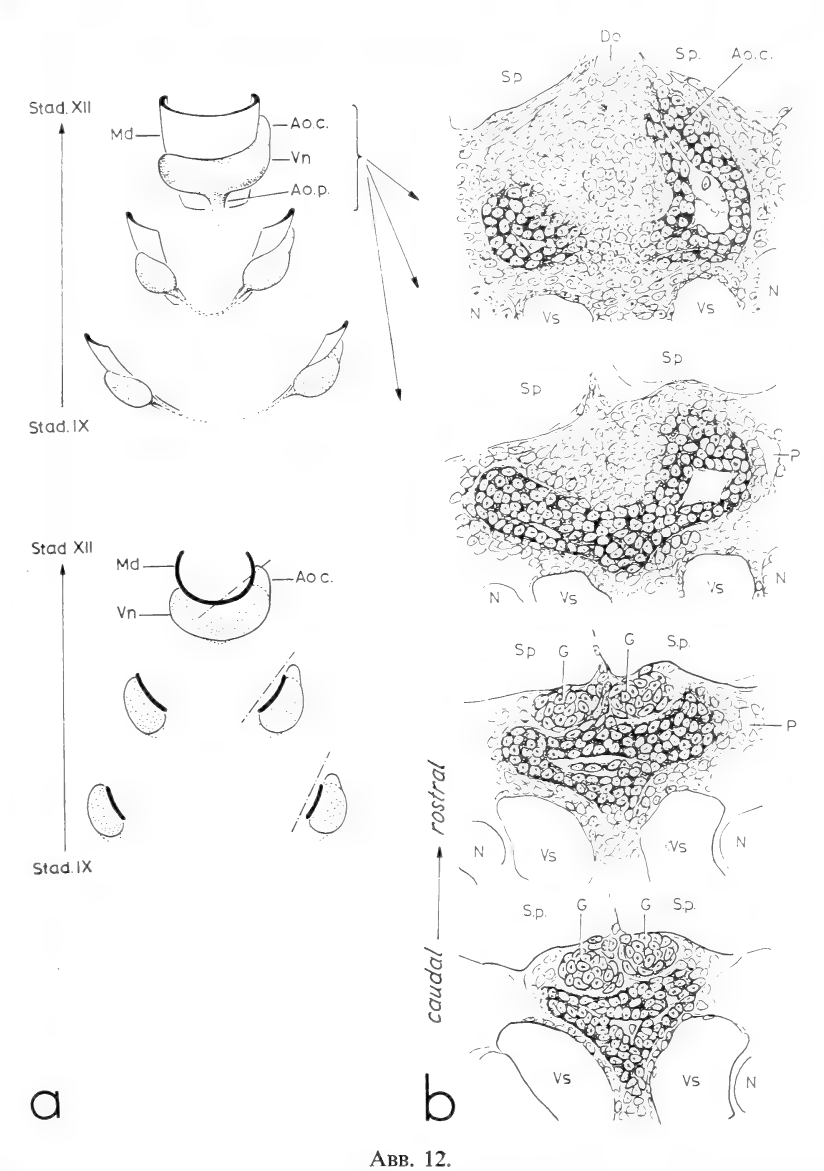


ABB. 12.

a) Schema zur Verdeutlichung der Vorgänge, die zur Vereinigung der paarigen Herzanlagen führen. Oben caudale, unten dorsale Ansicht.

b) Stad. XII (wenig später als in Abb. 11). 4 auf einander folgende Querschnitte durch den frühen Ventrikel.

trachtung und ohne Berücksichtigung der unmittelbar vorangegangenen Stadien, die Aufschluss über die Herkunft des Anlagematerials geben, könnte bei *Octopus* leicht auf eine Unpaarigkeit der Herzanlage geschlossen werden.

Möglicherweise verbindet das Anlagematerial der Aorta posterior in Form nicht weiter unterscheidbarer Mesodermzellen die paarigen Ventrikelanlagen (ähnlich der frühen Enddarmanlage) und wird bei deren Vereinigung ventral ausgefaltet.

Die Lumenbildung wird durch das Auftreten einer äusserst feinen Spalte vorbereitet, die sich durch den ganzen Wulst der Ventrikelanlage und aufsteigend in die Anlage der Aorta cephalica zieht (Abb. 11 d). Die Ausweitung dieser Spalte zum Hohlraum beginnt immer im rechten Ventrikelteil. Das entstehende Lumen nimmt schnell an Umfang zu und weitet sich aufwärts in die Wurzel der Aorta cephalica aus. Wenig später setzt die Lumenbildung auch in der linken Hälfte ein und führt zur Ausbildung einer durchgehenden Herzkammer mit einer medialen Ausbuchtung in die Anlage der Aorta posterior (deren Wurzel zeigt zuweilen schon wenig zuvor einen kleinen Hohlraum) (Abb. 12 b).

Für die Anlage einer linken Aorta cephalica ist keinerlei Anzeichen zu finden — weder in der Mesodermanordnung noch in der Lumenbildung.

Stad. XIII. Die im Stad. XII in typischer Anordnung ausgebildete, aber noch weitgehend rudimentäre, isolierte Herzanlage formt sich im Laufe des Stadiums XIII zum funktionstüchtigen Organ aus. Das durchgehende Ventrikellumen vergrössert sich und stösst weiter in die Aorta cephalica und die Aorta posterior vor. Sein rechter Teil ist weiterhin geräumiger als der linke. Die Ausdifferenzierung der muskulösen Herzwand zeigt sich im Auftreten sehr lang gestreckter, in Plasmafortsätze auslaufender Zellkerne in der innersten Zellschicht. Gleichzeitig beginnt die teilweise Loslösung des Herzschlauches aus dem Mesodermverband, indem sich die noch getrennten Pericardhöhlen von seitlich hinten her um den Ventrikel ausbreiten (s. MARTHY, 1968) (Abb. 13, 15 b).

Das Lumen der Aorta cephalica dringt entlang der Ingluviesanlage weit rostralwärts vor, während die Aorta posterior vorerst nur als kurzer Gefässstamm in das ventrale Mantelseptum reicht (Abb. 14 b).

Die seitlichen Partien des Ventrikels laufen in schwach angedeutete Zipfel aus, die den Durchbruch zu den Kiemenvenen und — damit verbunden — die Klappenbildung vorbereiten.

Die ersten schwachen Kontraktionen des Herzschlauches setzen in der zweiten Hälfte des Stad. XIII ein, lange nach dem Beginn der Kiemenherzkontraktionen (s. unten).

Kiemenherzen — Stad. XII. Das Auftreten des Kiemenherzlumens ist bereits erwähnt worden. Die Anlagen vergrössern sich schnell und wölben sich al

relativ dünnwandige Blasen in die Mantelhöhle vor (Abb. 11c). Schon gegen Ende des Stad. XII sind die ersten Kontraktionen zu beobachten, bei denen ein- und ausgeschwemmte Partikel auf den Durchbruch der Venenmembran hinweisen. Von einer Kreislauffunktion kann in diesem frühen Zustand aber noch nicht die Rede sein, stellen doch die Kiemenherzen erst blind endende, unregelmässig pulsierende Anhänge der Venenschenkel dar. Dennoch bezeichnet ihr Auftreten das Ende der ersten Kreislaufperiode durch die beginnende Ablösung des „Dottersackherzens" durch die zentralen Kreislauforgane.

Stad. XIII. Während die anfänglich ganz vereinzelten Kontraktionen allmählich kräftiger und regelmässiger erfolgen, dringt das Kiemenherzlumen als verhältnismässig weiter, von Anfang an scharf umgrenzter Kanal an der Aussenseite der Nierenanlage in der Kiemenbasis rostralwärts vor (Sinus branchialis, Abb. 13) und wendet sich dann zwischen Nierenanlage und Vena mesenterica als Kiemenvenenanlage einwärts gegen den Ventrikel. Gegen Ende des Stad. XIII erreicht das Lumen dieser neuen Gefässe unter den vorderen Enden der Pericardhöhle den Herzschlauch, dessen Wand sich an der Vereinigungsstelle einstülpt und nach ihrem Durchbruch zu Klappen differenziert.

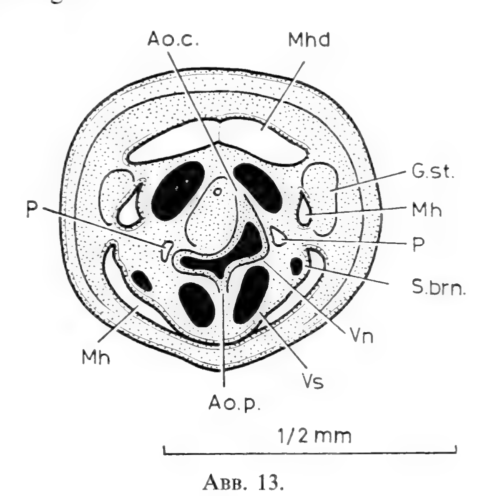


Abb. 13.
Stad. XIII (früh.)
Querschnitt auf der Höhe des Ventrikels, dessen erweitertes Lumen und die noch engen Perikardhöhlen zeigend.

Stad. XIV. Mit dem Durchbruch der Herzklappen ist der sog. „kleine Kreislauf" angelegt; das Blut aus den Hohlvenen, die etwa gleichzeitig ihre hintere Verbindung zum Sinus posterior verlieren, wird von den Kiemenherzen, deren Klappen sich im Stad. XIII—XIV ausbilden, aufgenommen und direkt durch die kurze „Kiemenvene" zum Ventrikel gepumpt. Die Kontraktionen der Kiemenherzen und des Ventrikels erfolgen indessen immer noch mehr oder weniger unabhängig voneinander; eine völlige Koordinierung von Ventrikelsystolen und Kiemenherzdiastolen wird erst im Stad. XIV—XV erreicht (vgl. Portmann, 1926) — nach der Verbindung der Hauptarterien mit dem Venensystem. Die Vascularisierung der Kieme (ausgehend vom Sinus branchialis) beginnt erst, und ein eigentlicher Kiemenkreislauf kommt erst gegen Ende der Embryonalzeit zustande.

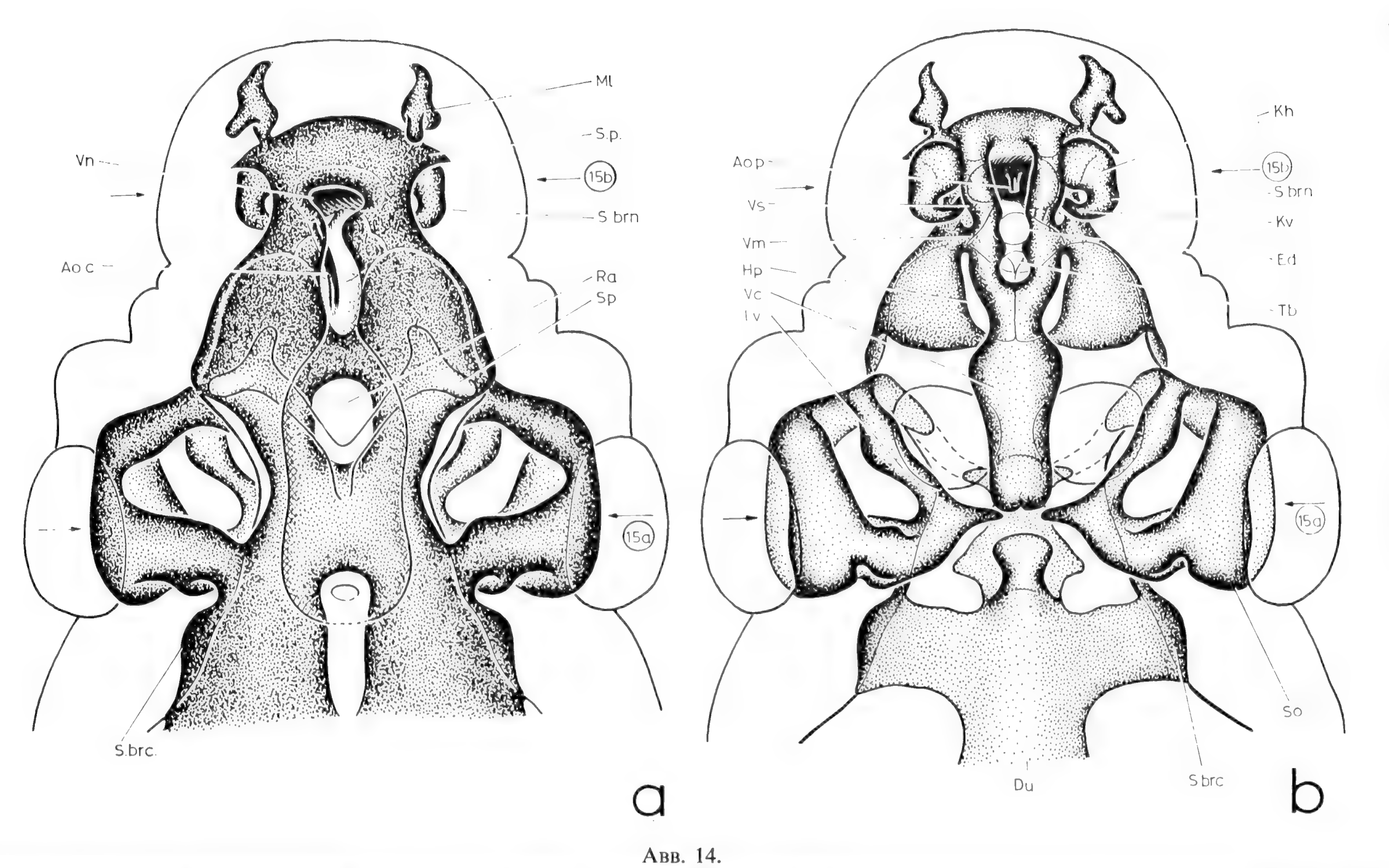


ABB. 14.
Stad. XIII. *a)* dorsal; *b)* ventral.

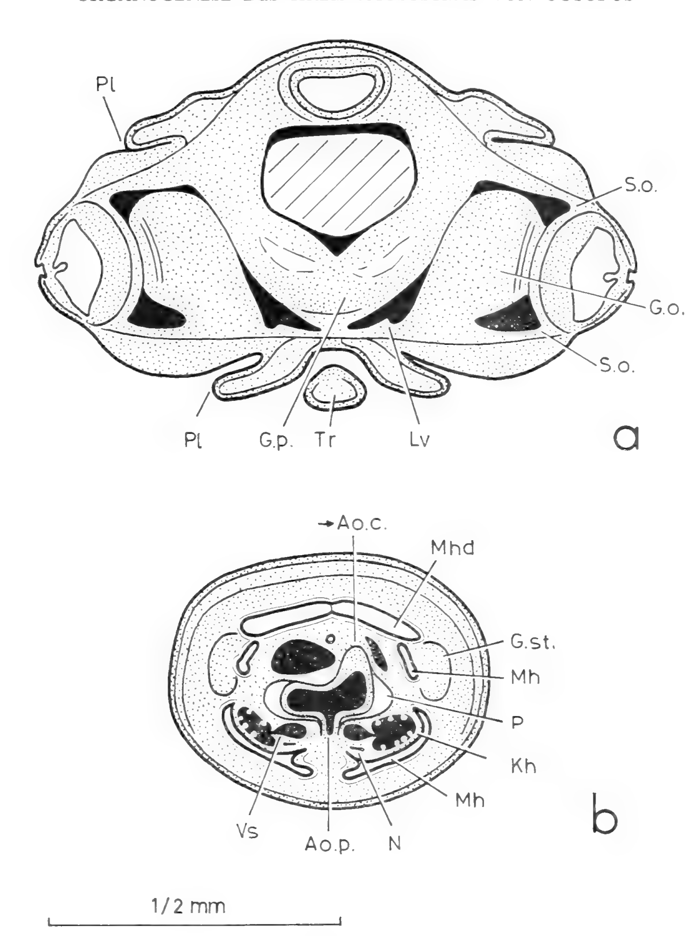


Abb. 15.

Stad. XIII (Querschnitte).
a) Augensinus mit den medialwärts gezogenen Längskanälen.
b) Ventrikel, von der stark erweiterten Perikardhöhle umgeben.

Zweite Kreislaufperiode: die Stadien der Ablösung des Dottersackkreislaufs durch die zentralen Kreislauforgane (Stad. XIII—XVI)

Stad. XIII. Die Verbindung der zentralen Kreislauforgane mit dem venösen ystem und die Ausbildung des peripheren Kreislaufsystems bahnt sich einerseits ı der Ausdifferenzierung der Aorten an, hinsichtlich des Mantelkreislaufs aber uch in der Erweiterung jener hinteren und seitlichen Ausbuchtungen des Sinus osterior, aus denen der Hauptanteil der Mantelvenen hervorgeht. Vor allem die

caudalen Äste erweitern sich über den seitlichen Teilen der Schalendrüse zu Laku nen (im Folgenden „Mantellakunen" genannt), die je drei Gefässanlagen de Ursprung geben: zunächst einer ventromedialwärts und einer dorsorostralwärt verlaufenden. Beide liegen unter dem Ectoderm in der Schicht, die sich zu Binde gewebe zu differenzieren beginnt (zwischen Muskelmantel und Epidermis). Ei drittes, lateralwärts ziehendes Gefäss ist durch eine entsprechende Ausbuchtun erst schwach angedeutet (Abb. 14).

Der Sinus des inneren Dottersackes (späterer Sinus mesentericus) breitet sic in der Folge der Vereinigung der Leberschläuche weiter ventromedialwärts au und schliesst sich hinter den Visceralganglien zusammen (diese Querverbindun kann je nach dem Grad der Dotterreduktion beträchtlichen Umfang annehmen) Sein vorderster Teil bleibt seitlich nur noch durch einen dünnen Membranfort satz der Visceralganglien von den Augensinus getrennt. Hier finden wir unter de vorderen Schenkeln der Speicheldrüsen, die sich zu tubulären Komplexen z differenzieren beginnen, eine Ansammlung von auffällig plasmareichen Zellen. Si erinnern an die grossen Zellen der Kiemenherzwand, finden sich jedoch scho lange bevor jene ausgebildet sind. Sie scheinen als freie Zellen in den „strömungs toten" Winkeln unter den Speicheldrüsen angeschwemmt zu sein.

Obwohl in der vorliegenden Arbeit auf das Problem der Blutzellen und ihre Herkunft nicht eingegangen werden soll, müssen gewisse Aussagen FAUSSEKS zu diesen Thema doch einer grundsätzlichen Kritik unterzogen werden. Über die Zellen de Kiemenherzwand schreibt FAUSSEK (1900, p. 131*ff.*): „Im Beginne ihrer Entwicklun liegen diese Zellen der Kiemenherzwand noch dicht an, später dagegen in Gruppe und ziemlich frei, endlich lösen sich einzelne von der Wand und liegen dann frei in Lumen. Einige verlieren dabei ihre Vakuolen und verkleinern sich, wobei die Kern etwas unregelmässig werden", und (p. 132): „Haben sie sich aber von der Wand abgelös und sind in das Lumen gefallen, so schrumpfen sie, wie gesagt, zusammen, wobei di Kerne ihre reguläre Form ziemlich verlieren". Bei der Interpretation solcher an Schnitt präparaten gemachten Beobachtungen muss in Betracht gezogen werden, dass di Kiemenherzen schon pulsieren, wenn die fraglichen Zellen in ihrer Wand sich differen zieren. Losgelöste Zellen werden also sofort weggeschwemmt, und auf Schnittpräparate frei im Lumen vorliegende Zellen können demnach ganz anderer Herkunft sein. Umge kehrt möchte ich aber auch die Vermutung, jene unterhalb der Speicheldrüsen liegende Zellen seien eingeschwemmt, mit allem Vorbehalt aussprechen.

Die beginnende Umleitung des unteren Dottergefässes ist bereits erwähn worden. Mit der weiteren Ganglienkonzentration wird im Stad. XIII ein Zustan erreicht, aus dem eine völlige Neuorganisation der ventralen Sinusverbindunge hervorgeht. Bei seinem Eintritt in den Embryo teilt sich das untere Dottergefäss ein unterer Teil dringt auf der Ventralseite des Pedalganglions ins Innere vor un endet vorerst als ausflachende Spalte; über dem Pedalganglion folgt es seinen ursprünglichen Verlauf an der Unterseite des Dotterhalses, vom Pedalganglio dorsalwärts ebenfalls zu einer flachen Spalte eingeengt. Hinter dem Pedalganglio

weitet es sich wiederum ventralwärts, indem es als Schacht vor dem Visceralganglion in die eigentliche Kopfvene absteigt (vgl. auch Portmann, 1926, Abb. 7). Deren vorderes Ende zieht sich ventral bereits unter das Pedalganglion. In ihrem weiteren Verlauf an der Unterseite des Cephalopodiums ist die Kopfvene durch das überlagernde Visceralganglion abgeflacht. Erst unter dem Vorderende des Hepatopancreas rundet sie sich wieder ab, bevor sie sich an der Tintenbeutelanlage gabelt. In diesem kurzen Abschnitt liegt erstmals die Anlage einer primär unpaaren Körpervene vor, die sich aber — wie schon mehrfach angedeutet — nach der Umlagerung des Enddarms in einen sekundär unpaaren Abschnitt fortsetzen wird.

Von der medialen Konzentration des Pedalganglions ebenfalls direkt betroffen sind die ventromedialen Teile der Augensinus, die — im Stad. XII schon medialwärts ausgebuchtet — jetzt unter dem Ganglion bis nahe an die Mediane reichen (Abb. 15*a*).

Die ventral dem Dotterhals anliegenden Teile des Kopfsinus, vor allem die Querverbindungen zu den Augensinus, sind hinsichtlich ihrer Tiefe durch die Dottermenge bestimmt; zuweilen erscheint auf Schnitten der Sinus hier völlig verdrängt, oft aber sind mehr oder weniger ausgedehnte Passagen zwischen Dotter und Ganglien offen (s. auch Taf. I, 2-4).

Stad. XIV. Zunächst verbindet sich im Stad. XIII-XIV der ventrale Ausläufer des unteren Dottergefässes mit den medialen Ausbuchtungen der Augensinus, die damit eine sehr viel bessere Durchblutung erfahren. In dieser Gefässgabel liegt das blinde Vorderende der Kopfvene, von jener nur durch eine dünne Wandung getrennt (Abb. 16*b*).

Der Venenschacht zwischen Pedal- und Visceralganglion wird weiter eingeengt; er wird im Laufe des Stad. XV durch die umgebende Ganglienmasse völlig verschlossen werden.

Im weiteren Verlauf der Hohlvene sind vor allem die Veränderungen an den Venenschenkeln bedeutsam. Eine erste Annäherung zwischen Tintenbeutel und Enddarm führt nicht zum Durchbruch als Querverbindung; sie wird im folgenden wieder verschwinden. Dagegen bahnt sich hinter dem untersten Abschnitt des Enddarms eine echte Kommunikation an, die den Ansatz zur definitiven Hohlvenengabelung bildet. Naef (1910, p. 320) erwähnt sie anhand der Organisation eines *Sepia*-Embryos („Letztere ist, wie wir sehen werden, der Ausgangspunkt für die Umbildung der Venen bei Octopoden und Ögopsiden"). Jetzt liegt die Ausmündung der Venae mesentericae bei *Octopus* allerdings noch vor dieser hinteren Kommunikation, und es bedarf noch der Verlängerung des Palliovisceralkomplexes, in deren Verlauf der Enddarm eine zunehmend horizontale Lage erhält und ventral den Raum für die erweiterte Venengabel freigibt; damit kommen auch die Venae mesentericae an die definitiven Venenschenkel zu liegen.

Eine eigenartige Erscheinung zeigt sich im ventralen Mantelseptum. Gleichzeitig mit seiner Verlängerung im Stad. XIV bilden sich seitlich in ihm Hohlräume

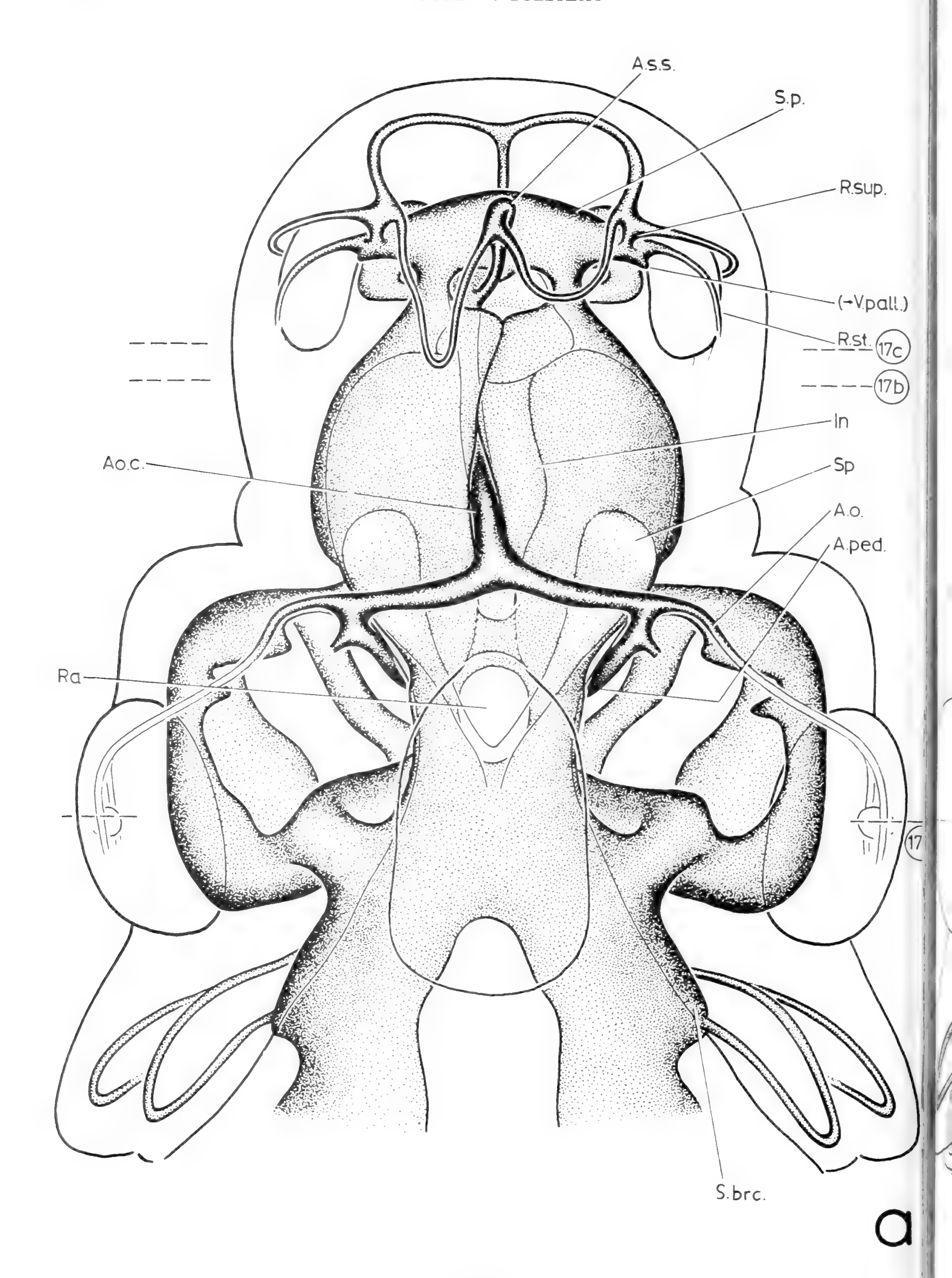


Abb. 16.
Stad. XIV. *a)* dorsal.

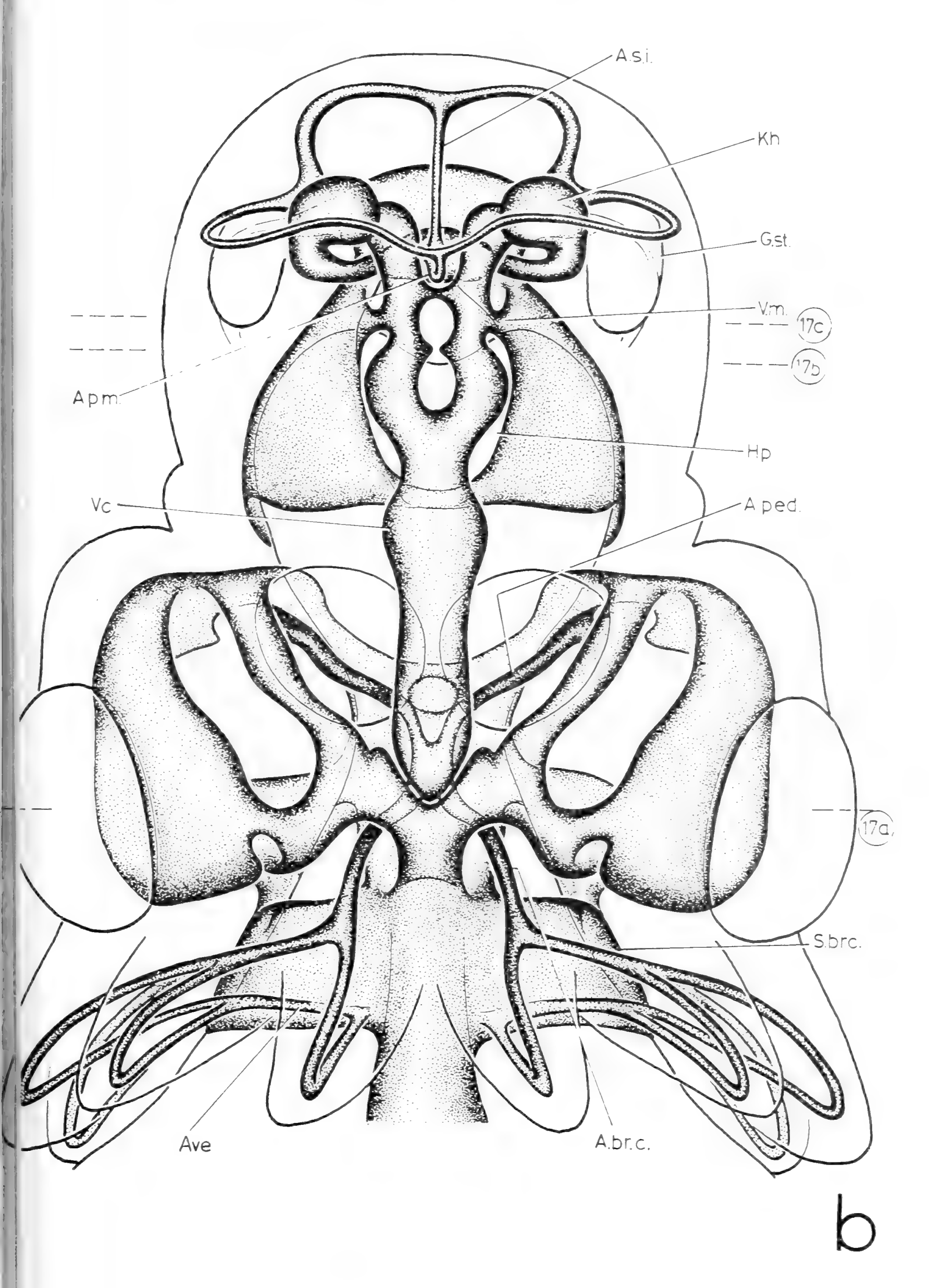


ABB. 16.
Stad. XIV. *b)* ventral.

aus, die hinter dem Enddarm miteinander verschmelzen, und die sich seitlich über die Nierensäcke ausdehnen (Abb. 17*b*,*c*). Von den Venenschenkeln trenn sie einzig deren einschichtige, stellenweise äusserst dünne Wand. Auf Schnitt-präparaten findet sich in dieser Höhlung ein körniges Sediment, das etwas gröber und schwächer färbbar ist als das des Blutes. Im Laufe der weiteren Streckung des Eingeweidesackes schwindet diese Erweiterung des Septums im Stad. XV-XVI

Durch die Vergrösserung der Perikardhöhle ist im Stad. XIII-XIV die hintere Verbindung von Venenschenkeln und Sinus posterior unterbunden worden Dessen fortschreitende Reduktion zugunsten des Perikards ist damit eingeleitet

Auf der Dorsalseite schliessen sich die bis dahin durch einen breiten Meso-dermstreifen getrennten vorderen Teile des Sinus posterior (Pars anterior de späteren Sinus mesentericus) vor dem Magen zusammen. Als Rest des trennenden Mesoderms bleibt nur ein feines Septum bestehen, das von der Aorta cephalica schräg medio-dorsalwärts zieht, die ihrerseits in den vordersten Sinusteilen selbe die Trennwand bildet.

Die Vaskularisation des Mantels, der in diesem Stadium bereits kräftig Kontraktionswellen zeigt, ist so weit fortgeschritten, dass sie im Zusammenhan mit dem arteriellen System behandelt werden muss. Die Aorta posterior teil sich unmittelbar nach ihrem Austritt aus dem Ventrikel in einen vorderen un einen hinteren Ast. Der hintere, die frühe Arteria siphonalis inferior, läuft in de oberen Basis des ventralen Mantelseptums caudalwärts, durchsetzt die kompakt Schicht des Muskelmantels und teilt sich in zwei laterodorsalwärts ziehend Äste, die in jene schon im Stad. XIII caudalwärts vordringenden Venenäst (aus den Mantellakunen) übergehen. Der vordere Ast steigt als noch kurz Anlage der Arteria pallialis media durch das Mantelseptum und den Muskel mantel ab und teilt sich an dessen Oberfläche ebenfalls in zwei Äste, die unter de Epidermis lateralwärts ziehend in die Venen übergehen, die seitlich in di Mantellakunen münden. Deren vordere Äste schliesslich bilden zwei ungleic lange Schlaufen unter der dorsalen Mantelepidermis, die sich auf der Höhe de Mantellakunen wieder vereinigen. Sie werden von einer Arterie gespiesen, die a der Basis der Aorta cephalica entspringt, über den Sinus posterior caudalwärt zieht, am Ende der dorsalen Mantelhöhle durch den Muskelmantel in die Binde gewebeschicht aufsteigt und sich rostralwärts wendet. Es handelt sich um di Arteria siphonalis superior, deren jetzige Wurzel (gemäss GRIMPES Nomenklatu zu derjenigen der Arteria pallialis lateralis sinistra wird. Der Verlauf diese frühen Mantelgefässe, deren caudaler Teil sich im Folgenden zum sog. Siphona plexus ausdifferenzieren wird, ist in Abb. 16 leicht schematisiert dargestell es bilden sich bereits weitere Verzweigungen, deren Anlage im übrigen nich mehr streng symmetrisch erfolgt. Schliesslich sind noch die seitlichen Ausbuch tungen des Sinus posterior zu erwähnen; sie setzen sich in je ein Gefäss fort, da an der Aussenseite des Stellarganglions verläuft (Ramus stellaris Venae pallialis

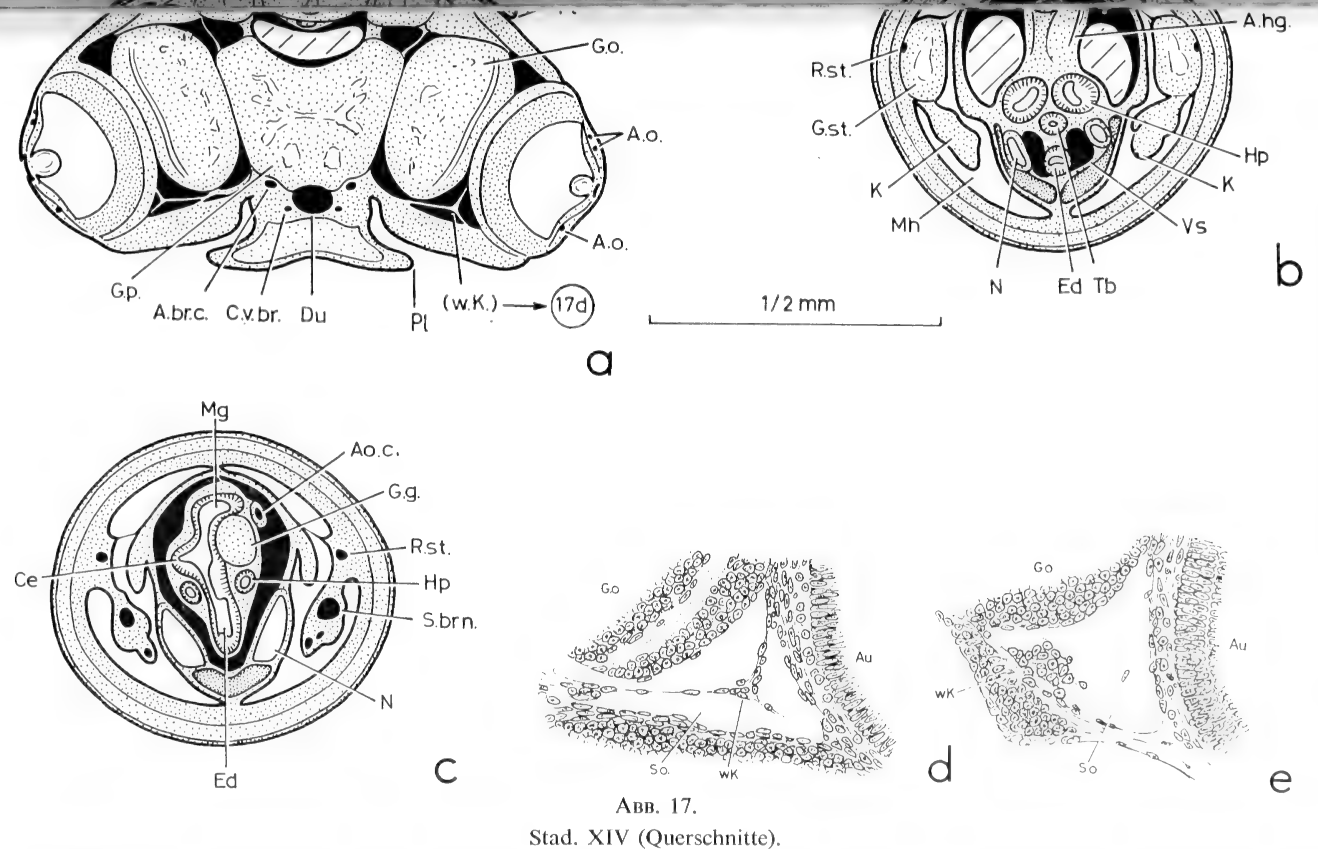


ABB. 17.

Stad. XIV (Querschnitte).

a) Augensinus mit Anlage des weissen Körpers (vorerst nur ventral sichtbar), Augen- und Armarterien, Einmündungen des Armvenenringes.
b) Mitteldarmregion (rostral), Aorta cephalica mit Abgang der Arteria hepatogastrica. Man beachte das aufgetriebene ventrale Mantelseptum (eng punktiert).
c) Mitteldarmregion (caudal) mit den Venae mesentericae.
d) Anlage des weissen Körpers (ventraler Teil) in Stad. XIV-XV.
e) Gleicher Abschnitt in Stad. XVII-XVIII.

Der bedeutende Fortschritt, den die Entwicklung der Aorta cephalica im Stad. XIV macht, steht wiederum in unmittelbarem Zusammenhang mit der Ganglienentwicklung. Zunächst ist durch die massive Ausbildung der Cerebralkommissur — aber auch durch die dorsale Verlängerung des Mantels — Raum für die Verzweigung der Aorta im Nackengebiet geschaffen worden. Hier bilden ihre Schenkel nun einen weiten, hinter dem Cerebralganglion quer liegenden Blutraum, der sich jederseits nochmals aufzweigt. Je ein äusserer Ast zieht über das optische Ganglion zum Augenbulbus, auf dessen Aussenseite (der primären Cornea) er sich wiederum verzweigt (Abb. 18). Zwei innere Äste verlaufen von den oben genannten Gabelungsstellen unter dem Cerebralganglion rechts und links vom Dotterhals ventralwärts nach vorn, entsenden je einen Gefässast ins optische Ganglion, steigen weiter über das Visceralganglion ab und vereinigen sich unter dem Pedalganglion (zwischen den beiden mächtigen Trichternerven). Vor ihrer Vereinigung scheinen sie mit dem schon mehrfach erwähnten Venenschacht, dem sie unmittelbar anliegen, zu kommunizieren. Es ist anhand von Schnittpräparaten schwer festzustellen, ob die feine Trennmembran durchgehend geschlossen bleibt. Für eine eventuelle Kommunikation würde die Tatsache sprechen, dass die Arterien in diesem Entwicklungszustand zum Teil noch nicht an das Venensystem angeschlossen sind, die lebhaften Ventrikelpulsationen aber schon eine kräftige Strömung in den Arterien unterhalten. Im übrigen bestehen keine direkten Verbindungen der Aorta cephalica zum Kopfsinus. Bei den genannten Gefässen, die durch ihre ventrale Vereinigung einen geschlossenen Arterienring bilden, handelt es sich um die Arteriae pedales. Das aus ihrer Verschmelzung hervorgehende Gefäss verläuft unter dem Pedalganglion und teilt sich über dem blinden Vorderende der Kopfvene in die beiden Arteriae brachiales communes. An der Basis der Ventralarme verzweigt sich jeder dieser Arterienstämme in die eigentlichen Armarterien, die an der Aussenseite der Armganglien gegen deren Spitzen ziehen (noch ist das Innere der Armanlagen praktisch nur von den Ganglien erfüllt). Von dort kehren die Arterien an der Innenseite der Armganglien kopfwärts zurück und münden in ein noch unvollständiges Ringgefäss, das sich an der Aussenwand des Sinus brachialis differenziert und somit die Funktion eines embryonalen Armvenenringes übernimmt. Er besteht allerdings auch am Ende des Embryonallebens noch als voll ausgebildeter innerer Venenring, der mit dem definitiven äusseren in direkter Verbindung steht (s. unten).

Stad. XV. Praktisch gleichzeitig, im Stad. XIV—XV, beginnt sich der definitive Armvenenring auszubilden. Von der Dorsalseite her, wo er noch nicht zusammengeschlossen ist, können wir seinem Verlauf entlang der Basis der Armganglien folgen, zwischen denen er je einen „Primitivstamm" aufnimmt, der seinerseits aus den Venae brachiales superficiales der betreffenden Arminnenseiten verschmolzen ist. Dazu kommt im Stad. XVI noch je ein Ast, der zwischen den Lateralarmen von dem „embryonalen" Venenring her in den entsprechenden

ʼrimitivstamm zieht (später auch zwischen Dorsal- resp. Ventral- und Lateral-.rmen). Vor ihrer Einmündung auf der Ventralseite nehmen beide Schenkel die nedialen Venen der Ventralarme auf. Diese beiden Gefässe treffen jedoch nicht ;etrennt von den Arminnenseiten ein, sie gehen vielmehr aus einem kurzen un-ıaaren Gefässabschnitt hervor, der die beiden inneren Venae brachiales super-ıciales der Ventralarme aufgenommen hat. Eine ähnliche Anordnung finden wir m Stad. XVI auf der Dorsalseite nach der medialen Vereinigung der Dorsal-rme. Dort verschmelzen die inneren Armvenen zu einem in der Mediane liegen-en Primitivstamm, der sich dann in die beiden Schenkel des Armvenenringes ufspaltet. Dieser wird also völlig symmetrisch angelegt. Die von GRIMPE (1913, ı. 542 f.) beschriebene Symmetrieverschiebung der Veneneinmündungen ist auch pätembryonal noch nicht zu beobachten. Nach der Aufnahme der ventro-ıedialen Armvenen münden die beiden Schenkel des Venenringes an den Seiten es unteren Dottergefässes (vor seiner Verzweigung zu den Augensinus) ein.

Zusammen mit den Armvenen treten auch die Wurzeln der Venae circumor-itales und der Venae supraorbitales auf, die mit dem Vorwachsen der Primär-dfalte in den folgenden Stadien in ihre definitive Lage gelangen.

Am Ventrikel haben sich im Stad. XIV—XV die Aortenklappen ausdifferen-iert. Als neue Arterien erscheinen etwa gleichzeitig die Arteria hepatogastrica, ie an der Vorderseite des Ganglion gastricum zum Hepatopancreas absteigt Abb. 17 b), eine vordere Mantelarterie, die unmittelbar vor der Verzweigung der ıorta cephalica entspringt (es dürfte sich dabei um eine der Arteriae collares andeln) und die beiden Arteriae buccales, die unmittelbar nach der Gabelung er Aorta cephalica abzweigen und bis in die vordersten Teile des Schlundkopfes iehen (Abb. 18 a).

Als eine der wichtigsten Veränderungen im Laufe des Stad. XV ist schliess-ch die Reduktion und Umgestaltung des Sinus posterior zu nennen. Der Zu-ımmenhang dieser Entwicklung mit der Vergrösserung der Pericardhöhle ist :hon von FAUSSEK (1901, p. 138) anhand der Entwicklung von *Loligo* hervorge-oben worden. So ist — wie wir gesehen haben — bereits im Stad. XIII—XIV ie Einmündung der Venenschenkel in den Sinus posterior durch die Pericard-öhle verdrängt worden. Das gesamte Blut der Venenschenkel wird fortan von en Kiemenherzen aufgenommen, die es vorerst direkt an den Ventrikel weiter-iten. Gleichzeitig haben sich die ersten Anschlüsse der Aorten an das Venen-/stem gebildet, so dass sich das allerdings weiterhin venöse Blut (eine Arteriali-erung durch die Kiemen findet ja noch nicht statt) nun auf neuen Wegen in den inus brachialis und in den Sinus posterior ergiesst. Jene seitlichen Teile des inus posterior, die an der Innenseite des Mantels verbleiben und die in den lantellakunen gesammelten Venen aufnehmen, werden im frühen Verlauf des tad. XV ihrerseits isoliert, indem die seitlichen Längsverbindungen zum eigent-:hen Sinus mesentericus vom Pericard verdrängt werden; der rechte Teil wird

zudem noch von dem verbleibenden Rest des Sinus posterior getrennt. Dieser Sinusrest zieht vom linken Mantelvenenkomplex als Gefässverbindung zum

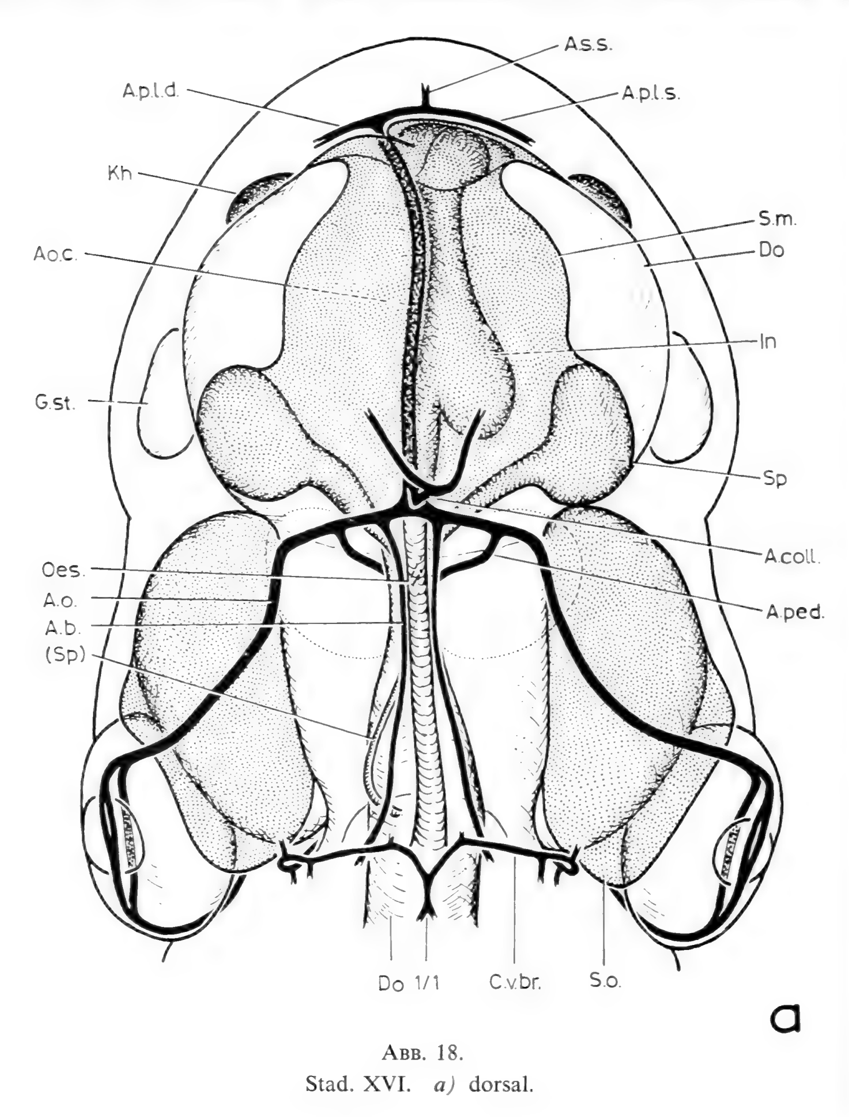


Abb. 18.
Stad. XVI. *a)* dorsal.

Sinus mesentericus über die Gonadenanlage und mündet in dessen Coecalteil ein. Der mittlere Teil des Sinus posterior wird somit zur Vena genitalis [1] reduziert, während die seitlichen Teile als Venae palliales und deren zuführende Gefässe im Venennetz des Mantels aufgehen. Noch fehlen allerdings die proximalen Teile der

[1] Eine Arteria genitalis wird embryonal nicht ausgebildet.

/enae palliales, welche die beiden isolierten Komplexe an die Venenschenkel anchliessen. Sie bilden sich noch im Stad. XV als enge Gefässe, die von den Sinus-

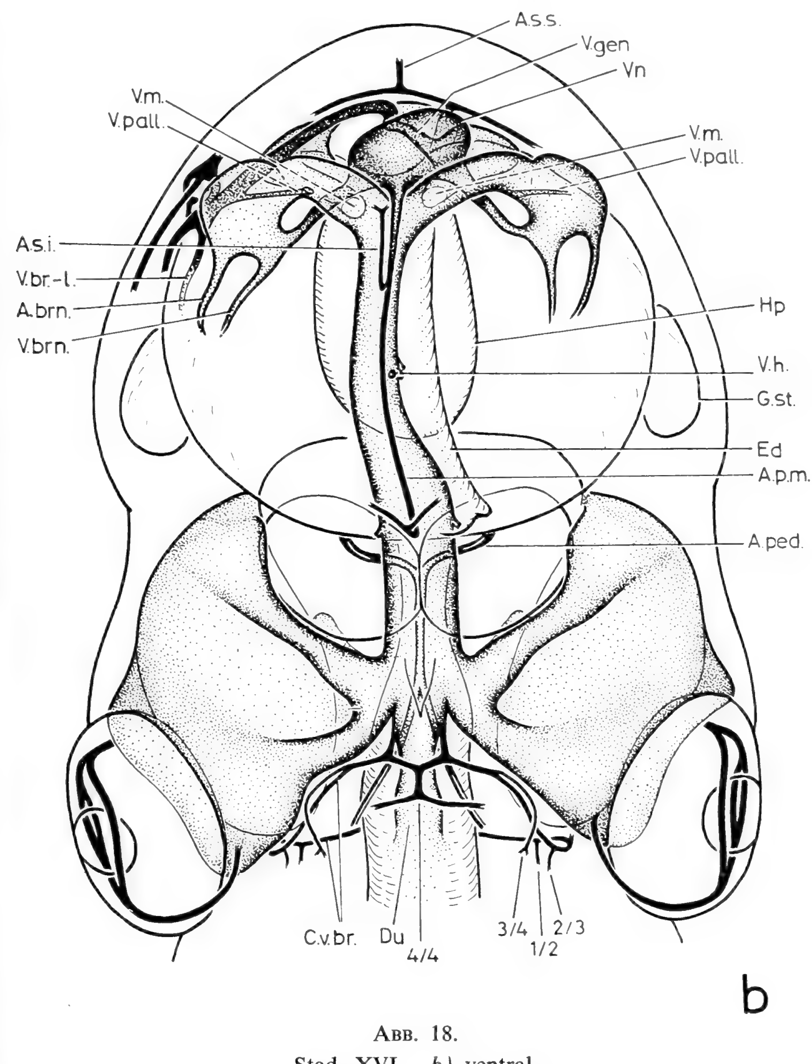


Abb. 18.
Stad. XVI. *b)* ventral.

sten über den vorderen Teil der Kiemenherzen (ausserhalb des Harnsackes) zu en Venenschenkeln an deren Einmündung in die Kiemenherzen führen (Abb. 8 b). Wenig später bildet sich — ausgehend von der Ausmündung dieser neuen, oximalen Venenteile — auf jeder Seite die Vena branchiolinealis aus, die in er äusseren Kiemenkante parallel zu der in Bildung begriffenen Kiemenarterie zw. Kiemenvene verläuft. Die Venae palliales stellen ihrer Entstehung nach somit

ausgesprochen heterogene Gebilde dar. Anhand von GRIMPES Textfigur 2 (1913 p. 538) sei dieser Tatbestand im Schema der Abb. 19 gezeigt. Der zwischen Vena branchiolinealis und Venenschenkel liegende Teil ist das oben beschriebene neu gebildete proximale Ende, der zwischen Ramus superior und Vena branchiolinealis rostralwärts laufende Abschnitt stellt den Rest einer Seite des Sinus posterior dar ist also der ontogenetisch älteste Anteil, der rückläufige Ramus stellaris geht au die im Stad. XIV gebildeten zuführenden Venen dieser seitlichen Partien zurück Der Ramus superior schliesslich ist aus jenen im Stad. XII entstandenen dorsalen Venenausbuchtungen des Sinus posterior hervorgegangen, die über der Schalen

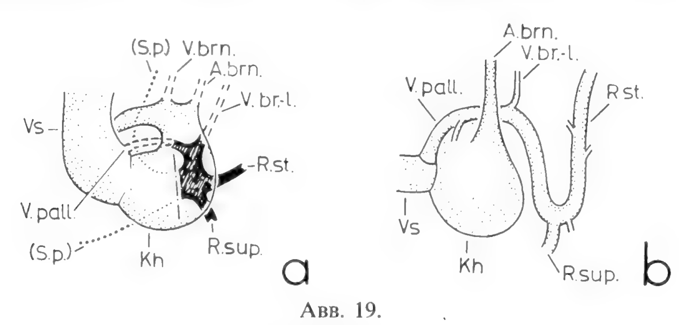


ABB. 19.

Schema zur Verdeutlichung der Herkunft (*a*. embryonal) der einzelnen Teile der Vena palliali (*b*. adult. Nach GRIMPE, 1913).

drüse in das Mantelmesoderm vorgedrungen sind und sich zu den Mantel lakunen erweitert haben. Diese Beziehung zur Schalenanlage, die im Laufe de Entwicklung an die Seiten des Mantels zu liegen kommen (APPELLÖF, 1898) bleibt zeitlebens erhalten (GRIMPE, 1913, p. 558: „Die Durchbruchstelle des Ramu superior durch den Mantel findet unmittelbar am rudimentären Schulp... jede Seite statt.“).

Im ventralen Teil des Cephalopodiums vollendet sich die Neuverbindung de Augensinus mit der Vena cephalica, die sich seit dem Stad. XII in ihren Vorstu fen abgezeichnet hat. Als erste Etappe haben wir im Stad. XIV die Verbindung des ventralen Dottergefässteiles mit den Augensinus und die Einpassung de Kopfvenenvorderendes in die entstandene Gefässgabel festgestellt. Die verblie benen dünnen Trennwände brechen nun an ihren Hinterenden durch; dies ge schieht gleichzeitig mit dem Verschluss des vertikalen Venenschachtes, der bis her noch einen Zufluss aus dem dorsalen Teil des unteren Dottergefässes in die Vena cephalica gestattete. Nach dem Durchbruch des unteren Dottergefässes zu Kopfvene bilden die verbliebenen Trennwände nun einen Klappemechanismus von V-förmigem Grundriss, der das Blut aus den Augensinus und dem unteren Dottergefäss in die Vena cephalica strömen lässt, bei deren gegen Ende de Stad. XV einsetzenden Kontraktionen aber ein Zurückströmen verhinder (Abb. 18 b).

Im Laufe des Stad. XV erfährt der innere Dottersack eine so weitgehende Reduktion, dass sein Blutsinus beträchtliche Tiefe annehmen kann. Als grosse Gegenbewegung beginnt zu einem nicht näher definierbaren Zeitpunkt (d. h. in individuell unterschiedlichen Zuständen der inneren Dotterreduktion) das Anwachsen des inneren Dottersackes durch Verfrachtung des extraembryonalen Dottermaterials ins Körperinnere (vgl. Portmann, 1926). Zwar gehen die Pulsationen des äusseren Dottersackes weiter, und das Einströmen von Blut in den Embryo ist bis in späte Embryonalstadien zu beobachten, eigentliche Träger der Kreislauffunktionen sind dagegen fortan die pulsatilen Organe im Embryo selbst, vor allem Ventrikel und Kiemenherzen, deren Puls vom Stad. XV an völlig koordiniert erfolgt, dann aber auch die Kopfvene, die in späteren Stadien — unabhängig von den zentralen Kreislauforganen — verhältnismässig lebhafte Pulsationen zeigt (vgl. Portmann, 1926).

Mit dem Beginn der Dotterverfrachtung beginnt also eine neue Phase, die als letzte embryonale Kreislaufperiode den kontinuierlichen Übergang zum freien Larvenleben vorbereitet.

Zur Entwicklung des Kreislaufsystems während der dritten Kreislaufperiode (Stad. XVI - Schlüpfzustand)

Wie schon in der Einleitung angedeutet wurde, ist eine detaillierte Schilderung der späten Kreislaufentwicklung erst im Zusammenhang mit einer eingehenden Untersuchung der Organdifferenzierungen sinnvoll — beides ist im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht möglich. Immerhin sollen kurz die wichtigsten Veränderungen genannt werden, die das Kreislaufsystem im Laufe der späten Embryonalstadien erfährt.

Sinus mesentericus. Von der Vergrösserung des inneren Dottersackes am unmittelbarsten betroffen ist dessen Blutsinus. Er wird auf der Ventralseite völlig verdrängt. Auf der Dorsalseite, wo vor allem die Ingluvies die Dotteroberfläche einsenkt, nimmt er die für den Vorderteil (Pars salivalis) des Sinus mesentericus typische Sattelform an, dessen rostrale Verbreiterung durch Form und Lage der hinteren Speicheldrüsen gegeben ist. Die Pars gastrica und die Pars coecalis differenzieren sich als Magen und Coecum eng umschliessende Sinustaschen aus (Abb. 18).

Für das Problem der Dotterresorption ist die Tatsache von Bedeutung, dass das gesamte Hepatopancreas, das auch bei *Octopus* augenscheinlich die erste Stufe im Mechanismus der Dotterresorption in den späten Embryonalstadien bildet, vom Sinus mesentericus getrennt wird. Im Stad. XVI bilden sich zwar Vena pancreatica und Vena hepatica aus, wichtiger erscheint jedoch die Tatsache, dass vom Stad. XIX an Magen, Coecum und Ingluvies von dem gleichen

Material erfüllt sind, das sich in den grossen Hohlräumen des Hepatopancreas findet.

Sinus venosus buccalis. Nachdem bis ins Stad. XV die Schlundmasse nur an ihrer Ventralseite vom Sinus des Dotterhalses begleitet war, bildet sich in den späteren Stadien im Zusammenhang mit dem dorsalen Zusammenschluss des Armkranzes (und damit der Versenkung der Schlundmasse) der Sinus buccalis aus. Seine Verbindung zum Sinus mesentericus, die Vena perioesophagialis („Ductus Edwardsi") ist bis in die spätesten Embryonalstadien nicht erkennbar, indem der Oesophag rings von Ganglien fest umschlossen ist. Der Ductus reuniens, der den Sinus buccalis mit der „suprainfundibularen Erweiterung" der Vena cephalica verbindet, wird während der Embryonalzeit nicht ausgebildet.

Vena cava. Im Laufe des Stad. XVI wird der rechte primäre Venenschenkel völlig vom Enddarm „verdrängt". Die Einmündungen der Venae mesentericae liegen dabei vorerst an der definitiven Gabelungsstelle selbst (Abb. 17c), ihre Lage an den Venenschenkeln ergibt sich erst durch deren Ausdifferenzierung im Stad. XVI.

Der rostrale Verschluss der suprainfundibularen Erweiterung der Vena cephalica erfolgt erst mit der völligen Reduktion oder dem Abfallen des äusseren Dottersackes. Noch im Stad. XIX ist deutlich ein schwacher Blutstrom aus dem äusseren Dottersinus zu beobachten.

Sinus ophthalmici. Mit der massiven Ganglienentwicklung und der fast völligen Verdrängung des Dotters im Cephalopodium werden die Augensinus isoliert. Das vor allem aus den Augenarterien einströmende Blut umspült die optischen Ganglien distal praktisch allseitig, die Sinusspalten sind jedoch grösstenteils sehr flach, so dass sie auf Schnitten vielfach kaum noch feststellbar sind und nur durch Injektionen an lebenden Embryonen dargestellt werden können (Taf. I, 5). Auf der Ventralseite sammelt sich das Blut der Augensinus in den (aus den früheren „medialen Längskanälen" hervorgegangenen) noch äusserst kurzen Anlagen der Venae ophthalmicae. Im Zusammenhang mit der Entwicklung der Augensinus muss auf die von FAUSSEK (1901, p. 168) ausgesprochene Vermutung hingewiesen werden, dass die Ektodermverdickungen der Augenstiele nicht zum „weissen Körper" (dem blutbildenden Organ der Cephalopoden) werden. Tatsächlich liegen sie bis ans Ende des Embryonallebens ausserhalb des Augensinus, während auch bei *Octopus* im Stad. XIV-XV sich zuerst in den ventralen Teilen zwischen Auge und optischem Ganglion eine Membran ausspannt (Abb. 17 a, d, e), die sich offenbar von der Oberfläche des optischen Ganglions abhebt. Sie entspricht der von FAUSSEK (1901, p. 133) beschriebenen und wächst zu einem im Augensinus liegenden Ring aus, dessen Lage genau der des weissen Körpers der Adultformen entspricht.

Kiemen. Gegen Ende des Stad. XIV setzt die Ausbildung des Kiemenkreislaufs ein; von der Umkehrstelle des abführenden Kiemenherzgefässes, dem Sinus branchialis, ausgehend dringen die Anlagen der eigentlichen Kiemenarterie und

der Kiemenvene rostralwärts vor und vereinigen sich wieder nach kurzem Verlauf. Mit der Verlängerung der Kieme und der Ausdifferenzierung der Kiemenlamellen bilden sich in den späteren Stadien die ersten Querverbindungen zwischen Kiemenarterie und Kiemenvene (Kiemengefässe zweiter Ordnung, s. JOUBIN, 1885). Der Hauptstrom des Blutes geht aber bis gegen Ende des Embryonallebens noch direkt in den proximalen Teil der Kiemenvene über; die als Rest des Sinus branchialis verbleibende breite Verbindung (Abb. 18b) schwindet erst in den letzten Embryonalstadien.

Mantel. Der Beginn der Mantelvaskularisation im Stad. XIV mit der Anlage des sog. Siphonalplexus ist weiter oben geschildert worden. Für die Beurteilung der weiteren Mantelentwicklung geben diese Gefässe wichtige Anhaltspunkte. So zeigt etwa die Abzweigung der Arteria siphonalis inferior von der Arteria pallialis media sowie deren beider Eintrittsstellen in den Muskelmantel die Wachstumsverteilung im ventralen Mantelbereich, andererseits auch die caudale Verlagerung der hinteren Mitteldarmteile und der zentralen Kreislauforgane im Zusammenhang mit dem Anwachsen des inneren Dottersackes (man vergleiche dazu die Lage der Stellarganglien im Stad. XIV und im Stad. XVI !). Als Beispiel für die Unregelmässigkeit, die die spätere Gefässdifferenzierung im Mantel beherrscht, mag der in Abb. 20 dargestellte frühe Siphonalplexus dienen, der bereits im Stad. XVI keinen symmetrischen Anlageplan mehr erkennen lässt.

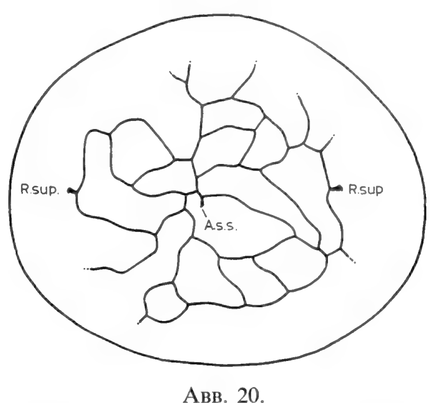


ABB. 20.
Der Siphonalplexus im Stad. XVI mit bereits völlig unsymmetrischer Gefässverteilung (caudale Ansicht).

SCHLUSSBETRACHTUNG

Ein umfassender Vergleich der Organogenese von Decapoden und Octopoden ist aufgrund unserer bisherigen Kenntnisse noch nicht möglich. Immerhin können einige grundsätzliche Fragen durchaus anhand vereinzelter Befunde angegangen werden.

Bei der vergleichenden Betrachtung der (alten) Ordnungen *Decapoda* und *Octopoda*, die sich durch einige gruppentypische Besonderheiten in ihrer Anatomie klar gegeneinander abgrenzen lassen, stellt sich hinsichtlich ihrer Organogenese in erster Linie die Frage nach dem Grad der Gemeinsamkeit des Anlageplanes.

Dessen grundsätzliche Übereinstimmung in beiden Gruppen erscheint bereits in der streng bilateralen Symmetrie in der frühen Keimentwicklung sowie in der

Paarigkeit in der Anlage der meisten Organe, vor allem aber in der weiteren Ausbildung der Keimscheibe, die sich nur in ihrer Form der jeweiligen Dottermenge (s. unten) anpasst. Diese prinzipiell gleiche Keimentwicklung fusst auf einer schon früh festgelegten, weitgehend definitiven Lagebeziehung der Organanlagen untereinander, beziehungsweise der entsprechenden Regionen des Dotterepithels, das — wie ARNOLD (1965) gezeigt hat — die Determination der frühembryonalen Zellschichten zu Organanlagen induziert. Diese grundsätzliche Einheitlichkeit wird von einer sich auf beide Gruppen erstreckenden Variabilität der artspezifischen relativen Dottermenge überlagert (MANGOLD-WIRZ, 1963, 1966), deren möglicher Einfluss auch auf frühe Bildungsprozesse noch zu erforschen bleibt; von grossem Interesse hiefür wäre eine vergleichend embryologische Untersuchung von Zwillingsarten, die sich in ihrer Eigrösse unterscheiden (*Octopus bimaculatus* und *Octopus bimaculoides*).

Die anatomischen Unterschiede zwischen Decapoden und Octopoden beruhen (ontogenetisch) auf verschiedener Ausgestaltung im Wesentlichen gleicher Organanlagen, die bei Octopoden indessen stärker im Hinblick auf ihren definitiven Zustand modifiziert sein können (Unterdrückung sog. „phylogenetischer Reminiszenzen").

So ist — was das Kreislaufsystem betrifft — etwa das Fehlen einer doppelten Anlage der Aorta cephalica, wie sie für *Loligo* beschrieben ist, als Unterdrückung einer solchen Reminiszenz zu deuten; das relativ späte Auftreten des Ventrikellumens dürfte ebenfalls mit aufgrund dieser Tendenz zu erklären sein. Wieweit das vom Ventrikel getrennte (offensichtlich vom Sinus branchialis ausgehende) Auftreten der „Vorkammern" oder proximalen Teile der Kiemenvenen auf dieses späte Auftreten des Ventrikellumens zurückzuführen ist, sei dahingestellt. Dass über die Paarigkeit der Herzanlage selber kein Zweifel besteht, ist im entsprechenden Kapitel hervorgehoben worden.

Die Ausbildung des venösen Systems von *Octopus* zeigt, abgesehen von der Sonderbildung des Sinus mesentericus, eine weitgehende Übereinstimmung mit dem von Decapoden bekannten Entwicklungsgang; so vor allem hinsichtlich des Sinus posterior mit den Mantelvenen und deren sekundärer Verbindung zu den Venenschenkeln sowie seiner Reduktion zur Vena genitalis.

Die Ausgestaltung des Sinus cephalicus, deren genaue Beschreibung bei Decapoden vernachlässigt worden ist, führt bei *Octopus* in einer den Vorgängen bei *Loligo* völlig entsprechenden Weise zu der eigenartigen Neuverbindung der ventralen Sinusteile (vgl. PORTMANN, 1926).

Endlich hat die definitive Hohlvenengabel von *Octopus* ihre Entsprechung in einer hinteren Querverbindung der Venenschenkel bei Sepioliden (NAEF, 1910).

Zusammenfassung

Das venöse System von *Octopus vulgaris* beginnt sich im Stad. VII—VIII (Naef, 1928) durch Ablösung zuerst des äusseren Dottersackes, dann auch weiter Teile des Kopfabschnittes vom Dottersyncytium zu bilden (Abb. 1, 2).

Mit der im Stad. VIII erscheinenden paarigen Anlage des Sinus posterior setzt sich die Lakunenbildung zuerst seitlich in die hinter der Mitteldarmanlage gelegenen Teile fort (Abb. 1, 3).

Im Stad. IX, in dessen Verlauf der Dottersackpuls einsetzt, stellen die Anlagen der Venenschenkel eine doppelte ventrale Längsverbindung zwischen den genannten Sinusteilen her (Abb. 4, 5c).

Im Kopfgebiet führt die tiefe Einbuchtung des Stomodaeums und die weitgehende Ablösung der Ganglienanlagen vom Ectoderm im Stad. IX zur Ausbildung des Sinus cephalicus, der ventral zwischen den Statocystenanlagen eine auffallend tiefe Rinne bildet (Abb. 4, 5a, b).

Die weitere Ausgestaltung des venösen Systems vom Stad. X an ist in erster Linie durch die Massierung und radiäre Konzentration des Ganglienringes sowie der Mitteldarmanlage bestimmt (Abb. 6, 8, 10).

Neben dem Auftreten der Anlagen von Kiemenherzen, Mantelvenen und Mesenterialvenen führt der caudale Verschluss der Mitteldarmanlage im Stad. XII zur Vereinigung der beiden Teile des Sinus posterior sowie der noch massiven Anlagen des Ventrikels, dessen Lumen erst nach der medialen Verschmelzung der Anlagen auftritt (Abb. 10, 11b, c; 9c, 11d, 12).

Der Anschluss der im Stad. XIII ausgebildeten Kiemenvenen an den Ventrikel erfolgt im Stad. XIII-XIV, lange bevor die Vaskularisation der Kiemen selbst einsetzt.

Die Kiemenherzen zeigen gegen Ende des Stad. XII erste Kontraktionen, der Ventrikel im späteren Stad. XIII.

Die Ausbildung der Aorten und ihr Anschluss an das venöse System erfolgt in den Stadien XIII und XIV, indem die Aorta posterior einen Teil der Mantelversorgung übernimmt und die Aorta cephalica vor allem die Kopforgane und die Armanlagen durchblutet (Abb. 16, 17a).

Die Ganglienentwicklung führt zu einer Neuverbindung der ventralen Teile des Kopfsinus in den Stadien XIV und XV (Abb. 16, 18b, c).

Gleichzeitig wird der Sinus posterior durch das Perikard eingeengt, die Mantelvenen von ihm getrennt und durch neu sich bildende Gefässe an die Venenschenkel angeschlossen (Abb. 18b, 19a).

Die Ausbildung der definitiven Hohlvenengabel beginnt bereits im Stad. XIV mit dem Auftreten einer hinteren Querverbindung der primären Venenschenkel und vollendet sich mit dem Anwachsen des inneren Dottersackes im Stad. XV, das u.a. zu einer Streckung des Enddarmkomplexes führt (Abb. 16b, 18b).

Vor allem aber folgt aus dieser Dottermassierung die typische Ausbildung de Sinus mesentericus (Abb. 18a).

Die Bildung des definitiven Armvenenringes und seine Verbindung mit den im Stad. XIV angelegten embryonalen Ring erfolgt im Stad. XV, sein dorsale Schluss mit der Vereinigung der Dorsalarme im Stad. XV-XVI, aus der auch di Ausbildung des Buccalsinus folgt (Abb. 18, 16b).

Das Blutzellen bildende Organ, der sog. „weisse Körper", bildet sich vo einer Membran ausgehend, die im Stad. XIV—XV im Augensinus an der Innen-seite des Augenbulbus auftritt (Abb. 17a, d, e).

Résumé

La formation du système veineux d'*Octopus vulgaris* débute au stade VII-VIII (Naef, 1928) par la séparation, d'abord du sac vitellin externe, puis de certaines parties de la zone céphalique du syncytium vitellin (Fig. 1, 2).

Avec l'apparition de l'ébauche paire du sinus postérieur au stade VIII, la formation de lacunes s'étend des deux côtés dans les parties situées en arrière de l'ébauche de l'intestin moyen (Fig. 1, 3).

Au stade IX, au cours duquel commencent les pulsations du sac vitellin externe, les ébauches des veines caves forment à la face ventrale une double communication longitudinale entre les parties des lacunes mentionnées (Fig. 4, 5c).

Dans la partie céphalique, l'enfoncement profond du stomodeum et la séparation avancée des ébauches ganglionnaires de l'ectoderme qui ont lieu au stade IX, conduisent à la formation du sinus céphalique qui comprend à sa face ventrale une gouttière transversale profonde (Fig. 4, 5a, b).

A partir du stade X, le développement du système veineux est principalement défini par l'épaississement et la contraction radiaire de l'anneau ganglionnaire ainsi que par la fermeture annulaire de l'ébauche de l'intestin moyen (Fig. 6, 8, 10).

A part l'apparition des cœurs branchiaux, des veines palléales et des veines mésentériales au stade XII, la fermeture caudale de l'intestin moyen est suivie de la fusion, d'une part des deux parties du sinus postérieur, d'autre part des ébauches encore massives du cœur dont la cavité ne se forme qu'après cette fusion (Fig. 10, 11b, c; 9c, 11d, 12).

La jonction des veines branchiales (formées au stade XIII) au cœur a lieu au stade XIII-XIV, bien avant le début de la vascularisation de la branchie même.

Les cœurs branchiaux présentent les premières contractions vers la fin du stade XII, le cœur dans la deuxième moitié du stade XIII.

La formation des aortes et leur communication avec le système veineux a lieu aux stades XIII et XIV; l'aorte postérieure pourvoit à la partie postérieure du manteau, l'aorte céphalique irrigue surtout les organes du céphalopodium (Fig. 16, 17a).

Le développement des ganglions est suivi de la formation d'une nouvelle communication entre les parties ventrales du sinus céphalique aux stades XIV et XV (Fig. 16, 18b, c).

En même temps, le sinus postérieur est réduit par l'agrandissement du péricarde, les veines palléales sont séparées du sinus et elles sont reliées aux veines caves par de nouveaux vaisseaux (Fig. 18b, 19a).

La formation de la bifurcation définitive de la veine cave débute déjà au stade XIV par l'apparition d'une communication transversale postérieure à l'intestin et s'achève — le complexe intestinal étant allongé — au cours de l'extension du sac vitellin interne au stade XV (Fig. 16b, 18b).

La concentration de la masse vitelline conduit de plus à la formation typique du sinus mésentérique (Fig. 18a).

L'apparition de l'anneau veineux brachial définitif et sa jonction à l'anneau embryonnaire a lieu au stade XV, sa fermeture dorsale est réalisée par la réunion des bras dorsaux au stade XV-XVI; celle-ci est, de plus, suivie de la formation du sinus buccal (Fig. 18, 16b).

L'organe hémopoïétique, le «corps blanc», se forme à partir d'une membrane qui apparaît au stade XIV-XV dans le sinus situé entre l'œil et le ganglion optique (Fig. 17a, d, e).

Summary

The formation of the venous system of *Octopus* begins at stage VII-VIII (Naef, 1928) first by a separation of the outer yolk sac and thereafter of large parts of the cephalopodium (cephalic sinus) from the yolk syncytium (Fig. 1, 2).

In stage VIII and IX paired rudiments of the posterior sinus form blood lacunae in connexion with the cephalic sinus on each side of the posterior part to the mid-gut rudiment (Fig. 1, 3, 4).

At stage IX, during which pulsation of the outer yolk sac begins, paired rudiments of the vena cava form a ventral longitudinal communication between these lacunaes (Fig. 4, 5c).

In the cephalic region, the formation of the stomodaeum and the extensive separation of the ganglion rudiments from the ectoderm at stage IX result in increasing definition of the cephalic sinus, which forms a conspicuous transverse groove between the rudiments of the statocysts (Fig. 4, 5a, b).

The further shaping of the venous system from stage X on is controlled above all by the radial concentration of the ganglion ring and the mid-gut rudiment (Fig. 6, 8, 10).

With the appearance of the branchial heart rudiments, the mantle veins and the mesenteric veins, the two parts of the posterior sinus unite medially, as do also the paired massive rudiments of the heart, the cavity of which appears only after fusion (Fig. 10, 11b, c; 9c, 11d, 12).

The junction of the branchial veins (formed at stage XIII) to the heart occurs at stage XIII-XIV, long before the beginning of branchial vascularisation.

The branchial hearts begin to pulsate at about the end of stage XII; the heart, at the later stage XIII.

The formation of the aortae and their junction to the venous system occurs at the stages XIII and XIV, the posterior aorta taking over a part of the mantle supply, the cephalic aorta that of the cephalic organs and of the arm rudiments (Fig. 16, 17a).

The development of the ganglia results in a new connexion between the ventral parts of the cephalic sinus (at the stages XIV and XV), (Fig. 16, 18b, c).

At the same time, the posterior sinus is restricted by development of the pericardium, the mantle veins are separated from it and joined to the venae cavae by newly-formed vessels (Fig. 18b, 19a).

The definitive bifurcation of the vena cava first appears at stage XIV as a posterior link between the two primary vena cava limbs and is completed by the growth of the inner yolk sac at stage XV that leads to an elongation of the hind-gut complex (Fig. 16b, 18b).

This inner concentration of yolk is above all responsible for the typical shaping of the sinus mesentericus (Fig. 18a).

The formation of the definitive arm-vein ring and its connexion with the embryonic ring formed at stage XIV occurs at stage XV; and its dorsal closure results from the union of the dorsal arms at stage XV-XVI, which is also responsible for the formation of the buccal sinus (Fig. 18, 16b).

The " white body " (the organ for blood-cell formation) is formed from a membrane which appears at stage XIV-XV in the ophthalmic sinus, at the inner side of the eyeball (Fig. 17a, d, e).

ZEICHENERKLÄRUNG

A.b.	Arteriae buccales
A.br.c.	,, brachiales communes
A.brn.	Arteria branchialis
A.coll.	,, collaris
A.hg.	,, hepatogastrica
A.o.	,, ophthalmica
A.p.l.s.	,, pallialis lateralis sinistra
A.p.l.d.	,, ,, ,, dextra
A.ped.	Arteriae pedales
A.p.m.	Arteria pallialis media
A.s.i.	,, siphonalis inferior
A.s.s.	,, ,, superior
Ao.c.	Aorta cephalica
Ao.p.	,, posterior

Au	Auge (œil, eye)
Ar	Arm (bras)
Ave	embryonaler Armvenenring (embr. „C.v.br.“)
Ce	Coecum
Co	Cœlomanlage (ébauche coelom.)
C.v.br.	Circulus venosus brachialis
Do	Dotter (vitellus, yolk)
Du	unteres Dottergefäss (vaisseau v.inf., inferior y.vessel)
Ed	Enddarm (rectum, hind-gut)
G	Gonade
G.c.	Ganglion cerebrale
G.g.	,, gastricum
G.o.	,, opticum
G.p.	,, pedale
G.st.	,, stellare
Gs	„Gürtelsinus“
Hp	Hepatopancreas
In	Ingluvies
K	Kieme (branchie, gill)
Kh	Kiemenherz (cœur branchial, branch. heart)
Kv	Kiemenvene (veine branchiale, branch. vein)
Lv	ventromediale Längskanäle des S.o.
Ma	Mantel
Md	Mitteldarm (intestin moyen, mid-gut)
Mg	Magen (estomac, gizzard)
Mh(d)	(dors.) Mantelhöhle (cavité palléale, m. cavity)
Ml	„Mantellakune“
N	Niere (rein, kidney)
Oes	Oesophag
P	Pericardhöhle (cavité pericard., p. cavity)
Pl	Primärlidfalte (paupière primaire, prim. lid)
Ra	Radulatasche
R.st.	Ramus stellaris Venae pallialis
R.sup.	,, superior ,, ,,
S.brc.	Sinus brachialis
S.brn.	,, branchialis
S.m.	,, mesentericus
S.o.	,, ophthalmicus
S.p.	,, posterior
Sd	Stomodaeum
Sp	Speicheldrüse (glande salivaire, saliv. gland)
St	Statocyste

Tb	Tintenbeutel (poche du noir, ink-sac)
Tr	Trichter (entonnoir, funnel)
V.c.	Vena cava (s. cephalica)
V.br.-l.	,, branchio-linealis
V.brn.	,, branchialis
V.gen.	,, genitalis
V.h.	,, hepatica
V.m.	,, mesenterica
V.pall.	,, pallialis
Vn	Ventrikel (cœur, systemic heart)
Vs	Venenschenkel (branches de la V.c., vein-limbs)
wK	weisser Körper (corps blanc, white body)

LITERATUR

ARNOLD, J. M. 1965. *The inductive role of the yolk epithelium in the development of the squid, Loligo pealii (Lesueur).* Biol. Bull., 129: 72-78.

BOBRETZKY, N. 1877. *Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden.* Nachr. Ges. Freunde Naturkennt. Moskau, 24, (russisch).

BOLETZKY, S. v. 1967. *Die Ausgestaltung der frühen Mitteldarmanlage von Octopus vulgaris Lam.* Rev. Suisse Zool., 74: 555-562.

FAUSSEK, V. 1901. *Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden.* Mitt. zool. Stat. Neapel, 14: 83-237.

GRIMPE, G. 1913. *Das Blutgefässsystem der dibranchiaten Cephalopoden, Teil I. Octopoda.* Z. wiss. Zool., 104: 531-621.

JOUBIN, L. 1885. *Structure et développement de la branchie de quelques céphalopodes des côtes de France.* Arch. Zool. exp. gén. (2) 3: 75-150.

MANGOLD-WIRZ, K. 1963. *Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer catalane.* Vie et Milieu, suppl. 13: 285 pp.

— 1966. *Eigrösse und postembryonale Phase der Tintenfische.* Documenta Geigy, Nautilus 1.

MARTHY, J. 1968. *Die Organogenese des Cœlomsystems von Octopus vulgaris Lam.* Rev. Suisse Zool., 75: 723-763.

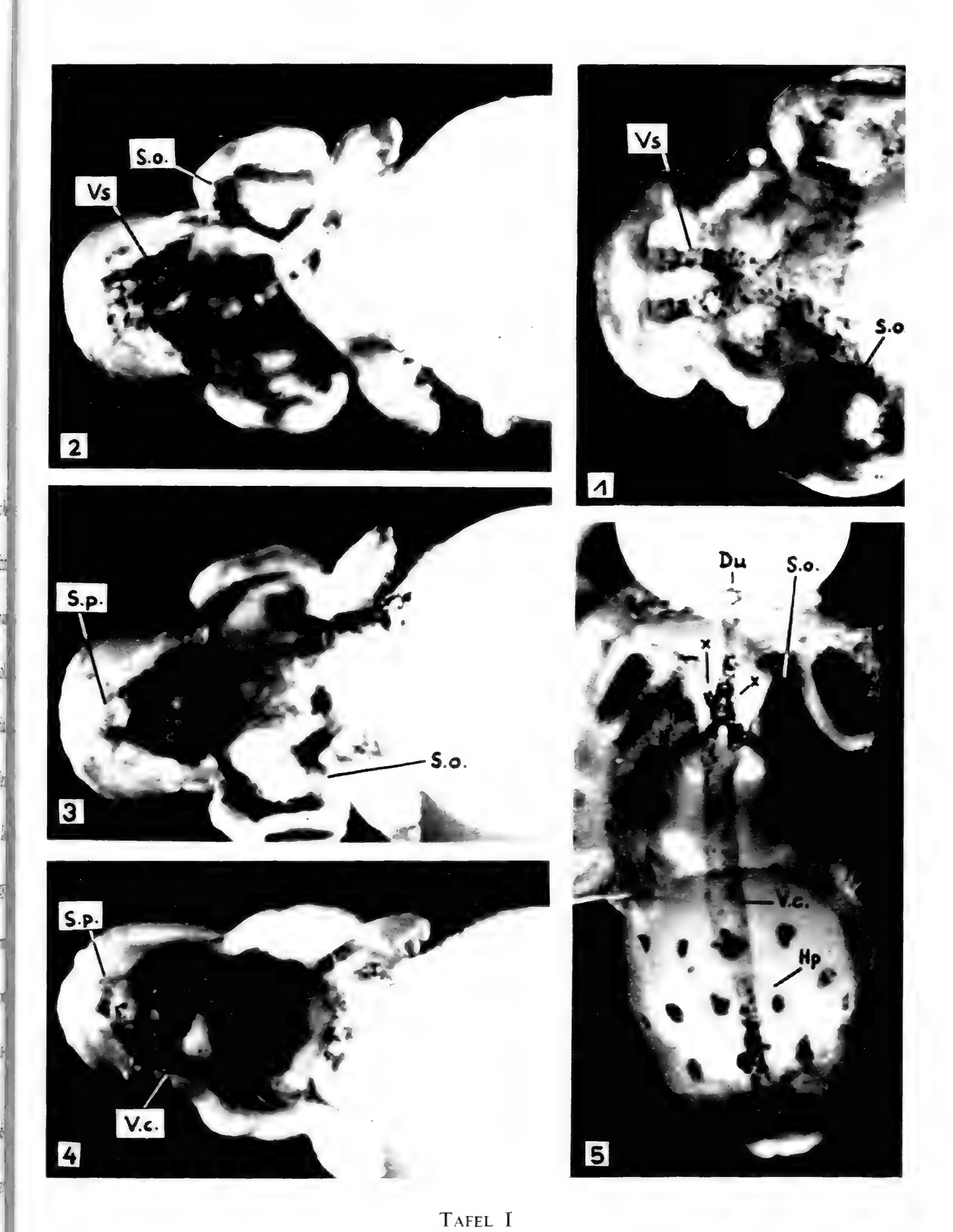
NAEF, A. 1909. *Die Organogenese des Cœlomsystems und der zentralen Blutgefässe von Loligo.* Jena. Ztschr. f. Naturw., 45, NF 38: 221-266.

— 1910. *Zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Blutgefäss-systems der Cephalopoden.* Zool. Anz., 36: 316-329.

— 1921-1928. *Die Cephalopoden.* Fauna Flora Golf. Neapel. 35. Monogr.

PAINLEVÉ, J. 1958. *Embryogenèse de la pieuvre Octopus vulgaris.* (Film). Inst. Ciné-matogr. Scientif., Paris.

PORTMANN, A. 1926. *Der embryonale Blutkreislauf und die Dotterresorption bei Loligo vulgaris.* Ztschr. Morph. Oekol. d. Tiere, 5: 406-423.



Tafel I

Lebende *Octopus*- Embryonen, Kreislaufsystem injiziert.
1. Stad. XI, ventral; 2.-4. Stad.XIII-XIV, ventral, dorsal, lateral; 5. Stad. XVII, ventral.
x = Einmündungen des C.v.br.

Tome 75, n° 44 — Décembre 1968

Relationship between body length and body weight of *Stenella styx* Gray and *Delphinus delphis* Linné from the Western Mediterranean

By

Margarete GIHR and Georg PILLERI
Brain Anatomy Institute Waldau/Berne (Switzerland)

With 1 Figure and 1 Plate.

During two expeditions in the Western Mediterranean in the summers of 1966 and 1967, 24 *Delphinus delphis* L. (17 ♂ and 6 ♀, 1 subadult ♂ specimen, Plate I, A) and 12 *Stenella styx* Gray (5 ♂ and 7 ♀, Plate I, B) were captured. The body length (cm) and body weight (kg) of each individual were measured immediately after harpooning; these values are set out in Table 1.

Schultz (1938) was the first to calculate the body weight of various Cetaceans from body length, using the general relationship

$$W = F\ L^n \text{ or in terms of logarithms } \log W = \log F + (n)(\log L).$$

His specimens were mainly comprised of foetuses and adult specimens of the Finback, foetuses and adult specimens of the Blue Whale, and a few adult specimens of the Humpback, Gray, Sperm and Bottle-nosed Whale. He obtained a relationship of $W = 0.0000269\ L^{2.789}$, where W = body weight in kg, L = body length in cm. F is a function of the length and weight units and represents the point of intersection of the straight line with the y axis, while n = factor determining the slope of the line.

By substituting logarithms, Sergeant (1962) determined a length—weight relationship of

$$W = 0.000025\ L^{2.895}$$

TABLE 1

Body length (cm) and body weight (kg) of *Stenella styx* and *Delphinus delphis*

Species	Sex	weight kg	length cm	Sex	weight kg	length cm
Stenella styx	♂	35	147	♂	42	166
Gray	♂	51	168	♂	71	196
	♂	56	159	♀	65	180
	♀	63	186	♀	64	182
	♀	36	155	♀	65	178
	♀	62	172	♀	45	160
Delphinus delphis	♂	58	185	♂	54	178
Linné	♂	59	159	♂	50	180
	♀	47	162	♂	42	161
	♀	40	160	♂	55	175
	♂	37	153	♂	48	167
	♂	61	190	♀	59	186
	♀	52	168	♂	50	172
	♂	65	195	♂	66	193
	♀	50	156	♂	43	163
	♂	52	164	♂	61	176
	♂	37	153	♂	43	158
	♀	52	172	♂	16	111

for foetuses and calves of *Globicephala melaena* Traill. Here, again, length was measured in cm and weight in kg. The distribution of the individual values obtained both for *Stenella* and for *Delphinus* showed, in a double logarithmic scale, a relative linear arrangement. The regression line was calculated by the calculating scheme of Riedwyl (1966):

Sample size	$= N$
log body length (cm)	$= x$
log body weight (kg)	$= y$
Summation values	$= \Sigma x_i,\ \Sigma y_i,\ \Sigma x_i^2,\ \Sigma x_i y_i,\ \Sigma y_i^2$
Auxiliary quantities	$= S_{xx} = \Sigma (x_i - \bar{x})^2$
	$S_{xy} = \Sigma (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})$
	$S_{yy} = \Sigma (y_i - \bar{y})^2$
	$S_{xy}^2 : S_{xx}$
Arithmetic mean	$= \bar{x} = \frac{1}{N} \Sigma x_i$
	$\bar{y} = \frac{1}{N} \Sigma_{yi}$

Regression coefficient b $= S_{xy} : S_{xx}$ (corresponds to the factor n of Schultz, 1938)

Origin of ordinates a $= \bar{y} - b\bar{x}$ (corresponds to the factor F of Schultz, 1938)

Regression line $Y = a + bx$ (corresponds to $\log W = \log F + (n)(\log L)$ Schultz, 1938)

Standard deviation of the individual values about the regression line $= s_Y^2 = \frac{1}{N-2}[S_{yy} - S_{xy}^2 : S_{xx}]$

$$s_Y = \sqrt{s_Y^2}$$

Standard of the regression coefficient $= s_b^2 = s_Y^2 : S_{xx}$

$$s_b = \sqrt{s_b^2}$$

Signficance test $t_b = b : s_b$

$t_P : N—2$

Significance level

$P = 5\%$

The values obtained for *Stenella styx* and *Delphinus delphis* are set out in 'able 2.

TABLE 2

Species	$\bar{x}$	$\bar{y}$	b	a	s_Y	s_b	t_b	N	significance level $P = 5\%$
tenella styx	2.2309	1.7256	2.6104	—4.0982	0.0515	0.4266	6.1189	12	+
)elphinus delphis	2.2233	1.6838	2.3569	—3.5565	0.0463	0.1957	12.0436	24	+

For both *Stenella* and *Delphinus* it was found that regression coefficient b, 'hich represents the slope of the straight line, is significant at a significance level f $P = 5\%$. The value obtained for *Stenella* was $b = 2.6104$ (= 69°0′) and for)*elphinus*, $b = 2.3569$ (= 67°0′). The equations for the straight lines, in terms f logarithms, are as follows:

for *Stenella*: $\log y = -4.0982 + (2.6104)(\log x)$
for *Delphinus*: $\log y = -3.5565 + (2.3569)(\log x)$.

Both lines are slightly flatter than those obtained by Schultz, whose specimens 'ere mostly whalebone whales, and by Sergeant for *Globicephala melaena*, that

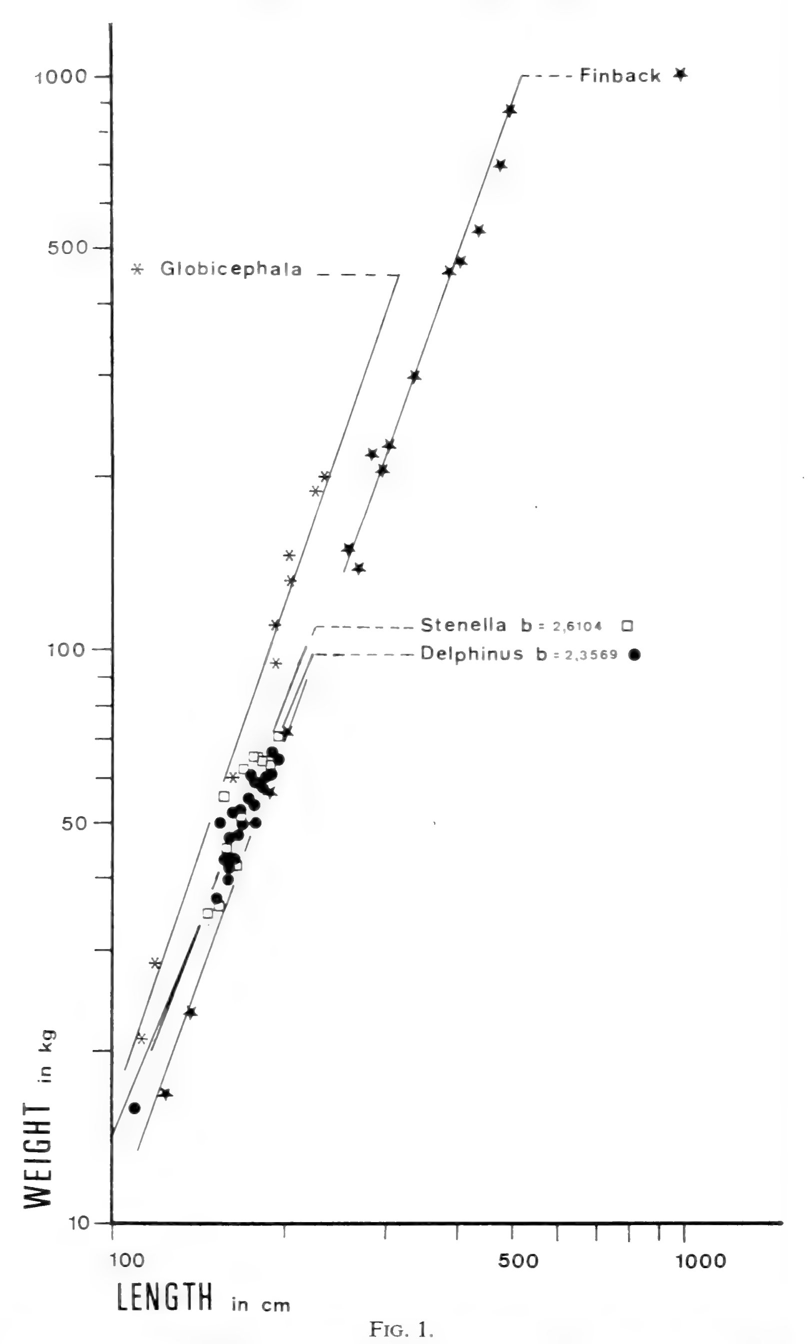


Fig. 1.

Relationship of body weight (kg) and body length (cm) of *Stenella styx* and *Delphinus delphi* shown in the log-log plot. Relationships for *Globicephala melaena* and some Mysticeti (Fin back, Humpback, Blue Whale) are also given by way of comparison. (Only a few individua values are set out in the graph.)

is the relative weight of *Stenella* and *Delphinus* in the Western Mediterranean increases slower per unit of the relative length than that of the Mysticetes and the Pilot Whale (Fig. 1).

Summary

The length-weight relationship of two species of beaked dolphins—*Stenella styx* Gray and *Delphinus delphis* L.—from the Western Mediterranean was investigated. The slope of regression line (*b*) is significant for both species at a significance level of $P = 5\%$ and is 2.6104 for *Stenella* and 2.3569 for *Delphinus*. The relative weight of *Stenella* and *Delphinus* increases slower per unit of the length than that of the Whalebone and Pilot Whale.

Zusammenfassung

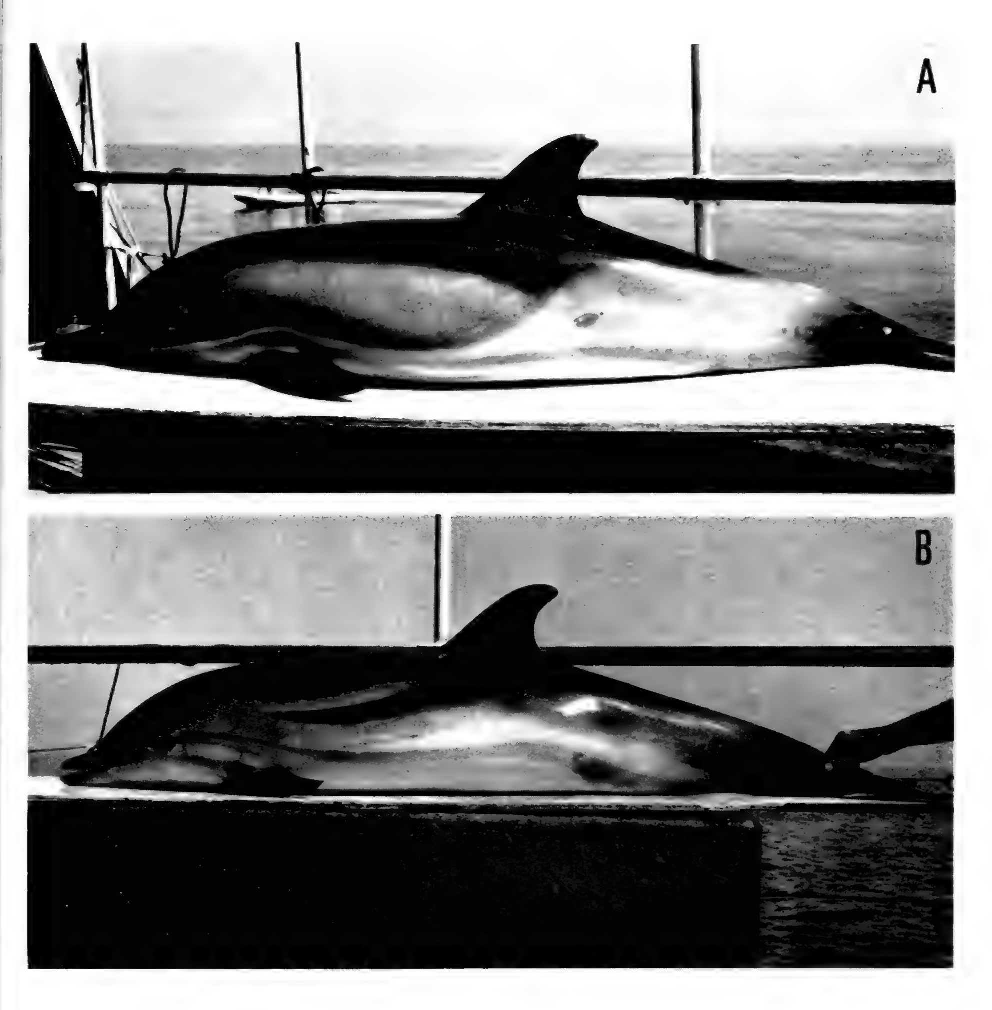
Bei zwei Arten von Schnabeldelphinen — *Stenella styx* Gray und *Delphinus delphis* L. — aus dem westlichen Mittelmeer wurde die Beziehung Körperlänge zu Körpergewicht untersucht. Der Anstieg der Regressionsgeraden (*b*) ist für beide Arten bei einem $P = 5\%$ statistisch gesichert und beträgt für *Stenella* 2.6104, für *Delphinus* 2.3569. Die ermittelten Geraden verlaufen flacher als die der anderen Cetaceen, d.h. dass pro Einheit Körperlänge das relative Körpergewicht von *Stenella* und *Delphinus* langsamer zunimmt als das der Mysticeten und des Pilotwals.

Acknowledgements

This paper (XXXIV. Contribution on Cetacea) has been prepared with the aid of the Swiss National Fund for Promotion of Scientific Research (Grant No. 4606) and the C.N.R.S. Paris. We are also indebted to Dr. H. Riedwyl of the Institute for Mathematical Statistics, University of Berne, Switzerland, for the calculating scheme of the regression line.

Literature cited

RIEDWYL, H. Personal communication.
SCHULTZ, L.P. 1938. *Can the weight of whales and large fish be calculated?* J. Mammal., 19: 480—487.
SERGEANT, D.E. 1962. *The biology of the pilot or pothead whale Globicephala melaena (Traill) in Newfoundland waters.* Fish. Res. Board Canada (Ottawa), 132: 1-84.



A = *Delphinus delphis* L., No. 390, ♀, Gibraltar Strait, Long. 5°10′ W, Lat. 36°5′ N, 11. 7. 1967.

B = *Stenella styx* Gray, No. 398, ♀, Gibraltar Strait, Long. 5°20′ W, Lat. 36° N, 20. 7. 1967.

Tome 75, nº 45 — Décembre 1968

Zur vergleichenden Histologie des Allantochorion[1]

von

Kurt S. LUDWIG [2]
Anatomisches Institut der Universität Basel
und
Abteilung Anatomie der Rhein.-Westf. Techn. Hochschule Aachen

Mit 10 Abbildungen und 4 Tabellen

EINLEITUNG

Auf den allantochorialen Zotten der bis jetzt untersuchten Säugetierplacenten sind einerseits sogenannte Epithelplatten beschrieben worden. Wir fassen heute die Epithelplatten als diejenigen Stellen des Trophoblasten auf, welche für den Diffusionsaustausch spezialisiert sind. Andererseits gelten diejenigen Abschnitte des Trophoblasten, welche sich durch den Besitz eines Bürstensaumes auszeichnen, als die aktiv resorbierenden Stellen, funktionell vergleichbar mit dem Darmepithel. Wir haben uns nun die Frage gestellt, in welcher Weise diese für spezifische Funktionen spezialisierten Stellen zueinander angeordnet, und wie sie auf der Oberfläche der allantochorialen Placentazotten verteilt sind.

Schon 1837 hat als erster Eschricht in seiner Rektoratsrede auf spezialisierte Stellen des Allantochorion der Schweine- und Walfischplacenta aufmerksam gemacht. Er beschreibt einerseits rundliche, scharf begrenzte Stellen, welche er „areolae" nennt. Er schreibt diesen Areolae eine resorptive Funktion zu, da sie sich immer über den Mündungen der sehr intensiv tätigen Uterindrüsen finden. Ausserhalb dieser für die resorptive Funktion spezialisierten Stellen dienen die Zotten des Allantochorion nach den Angaben von Eschricht (1837) der Atem-

[1] Nach dem anlässlich der Tagung der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft in Basel am 8. April 1967 gehaltenen Hauptvortrag.
[2] Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

funktion. Rund 50 Jahre später hat TAFANI (1886) erstmals die mikroskopische Beschaffenheit der für die nutritive und respiratorische Funktion spezialisierten Stellen auf dem Allantochorion der Schweineplacenta genauer beschrieben. TAFANI (1886) vergleicht die Areolazotten, welche ein glykogenhaltiges Zylinderepithel tragen, mit dem Darm, insbesondere seinem Epithelüberzug; sie stellen die für die nutritive Funktion spezialisierten Areale dar. Der Trophoblastüberzug der übrigen Zotten des Allantochorion wird in späteren Stadien der Trächtigkeit „besonders aber auf den kolbenförmigen Enden der Chorionzotten zu sehr flachen Gebilden, welche an ihrer basalen Seite durch die ganz oberflächlich gelegenen dichten Capillarnetze derartig gefurcht erscheinen, dass die Capillare nur noch durch eine zarte Zellplatte bedeckt wird, während Kerne und Protoplasmareste in den Maschenräumen des Capillarnetzes Platz finden. Das Epithel erinnert also in seinem Bau auffallend an das Epithel der Lungenalveolen" (TAFANI 1886, p. 603). Glykogen konnte er in den zarten Zellplatten niemals nachweisen. Er schreibt diesen Stellen eine respiratorische Funktion zu. In den Cotyledonenplacenten von Kuh und Schaf bezeichnet TAFANI (1886) den Cotyledo als den respiratorischen, die Area intercotyledonaris als den nutritiven Anteil. Er beschreibt die beiden spezialisierten Trophoblastregionen auch in den Placenten von Katze, Hund, Wanderratte, Maus, Meerschweinchen, Fledermaus und Mensch.

BONNET (1903), der nach seinem Literaturverzeichnis zu schliessen die Arbeit TAFANI's (1886) nicht kannte, spricht bei der Hundeplacenta direkt von einem „respiratorischen Kapillarnetz im Placentarlabyrinth" (p. 470). In Placenten von Rindern und Schafen beschreibt JENKINSON (1906) die Beziehungen zwischen Trophoblast und fetalen Kapillaren im Bereich der Chorionzotten der Cotyledonen folgendermassen: „It is noteworthy that the foetal capillaries make their way into the trophoblast and are often separated from the uterine lumen by only the thinnest of cytoplasmic partitions" (JENKINSON 1906, p. 78). **BREMER** (1916) hat für diese dünnen, über den Kapillaren liegenden Cytoplasmaabschnitte des Trophoblasten den Namen „Epithelplatten" geprägt. Er vergleicht die Epithelplatten mit dem visceralen Blatt der Bowman'schen Kapsel der Corpuscula renalia und schreibt ihnen eine exkretorische Funktion zu.

Die Epithelplatten sind diejenigen Stellen des Trophoblasten an denen der Stoffaustausch durch Diffusion stattfindet (vgl. AMSTUTZ 1960, LUDWIG und VILLIGER 1965). Da sie in ihrem morphologischen Bau den sogenannten kernlosen Platten der Lungenalveolen sowie den Epicytenausläufern der Nierenkörperchen gleichen, bezeichnen wir sie in Anlehnung an ESCHRICHT (1837), TAFANI (1886) und BREMER (1916) als n e p h r o p n e u m o i d e S t e l l e n.

Die für die aktive Resorption spezialisierten Stellen, wie z.B. die Areolae der Schweineplacenta oder die Area intercotyledonaris der Cotyledonenplacenten (BJÖRKMAN 1954), besitzen Trophoblastzellen, welche weitgehend den Dünndarme-

pithelien gleichen. Deshalb bezeichnen wir sie in Anlehnung an TAFANI (1886) als enteroide Stellen.

Wir haben nun an dem uns zur Verfügung stehenden Material untersucht, in welcher Weise sich die nephropneumoiden und die enteroiden Stellen voneinander unterscheiden und wie sie auf der Oberfläche des Allantochorion verteilt sind. Weiterhin war die Frage zu prüfen, ob das Verteilungsmuster der nephropneumoiden und der enteroiden Stellen Anhaltspunkte für ein neues, den funktionellen Gegebenheiten besser angepasstes Einteilungsschema der Placenten liefern könnte. Dies schien uns deshalb wichtig, weil wir heute wissen, dass GROSSER (1909) in seiner bekannten Einteilung der Placenten nur diejenigen Strukturen berücksichtigte, welche die Epithelplatten tragen.

MATERIAL UND TECHNIK

Für unsere Untersuchungen stand uns das in Tabelle I zusammengestellte Material zur Verfügung. Die histologische und histochemische Verarbeitung erfolgte nach den bei LUDWIG (1962) und DOLINAR, LUDWIG und MÜLLER (1963, 1965) beschriebenen Methoden.

BEFUNDE

Unsere Ergebnisse an den Epithelplatten und an den für die enteroide Funktion spezialisierten Stellen stimmen in Bezug auf die histologische Beschaffenheit wie auch auf den Ausfall und die Reaktionsintensität der histochemischen Enzymnachweise so weitgehend überein, dass wir die Befunde in der Tabelle II zusammenfassen können.

Dagegen haben wir in Bezug auf die Anordnung und die Verteilung der für die nephropneumoide und der für die enteroide Funktion spezialisierten Stellen auf dem Allantochorion und seinen Zotten verschiedene Möglichkeiten (vgl. Tabelle III) gefunden, welche wir etwas genauer beschreiben wollen.

Bei den Placenten des Menschen und der Menschenaffen haben wir durchwegs gleichartig gebaute Zotten gefunden, wenn wir von den Stammzotten absehen, die ja für den Stoffaustausch kaum mehr in Frage kommen. Auf einem Querschnitt durch eine funktionstüchtige Zotte (Abb. 1) erkennt man Epithelplatten, welche von dünnen kernfreien Cytoplasmalamellen des Syncytiotrophoblasten gebildet werden. In diesem Bereich trägt der Syncytiotrophoblast keinen Bürstensaum. Dagegen tragen die zwischen den Epithelplatten liegenden verdickten, kernhaltigen Abschnitte des Syncytiotrophoblasten deutlich ausgebildete Bürstensäume. Hier finden sich auf einer einzigen Zotte nebeneinander und abwechslungsweise nephropneumoide und enteroide Areale. Wir bezeichnen eine

TABELLE I

Ordnung	Unterordnung	Zwischen-ordnung	Familie	Art	Rasse
Primates	Simiae	Catarrhina	*Cercopithecidae*	*Macaca irus Cuv.*	Javaneraffe *
			Pongidae	*Pan troglodytes Blumenbach*	Schimpanse
				Pongo pygmaeus L.	Orang-Utan *
				Gorilla gorilla gorilla	Flachlandgorilla *
			Hominidae	*Homo sapiens L.*	Mensch
Carnivora	Fissipeda	Arctoidea	*Ursidae*	*Thalarctos maritimus L.*	Eisbär [1]
		Aeluroidea	*Felidae*	*Felis catus L.*	Hauskatze
				Panthera pardus L.	Leopard *
Perissodactyla	Hippomorpha		*Equidae*	*Equus caballus L.*	Hauspferd, Pony *
				Equus burchelli Bôhmi	Grant-Zebra *
				Equus asinus L.	Zwergesel *
	Tapiromorpha		*Tapiridae*	*Tapirus indicus Desm.*	Schabrackentapir *
			Rhinocerotidae	*Diceros bicornis L.*	afrikanisches Nashorn [1]
				Rhinoceros unicornis L.	indisches Panzernashorn *
Artiodactyla	Suina		*Suidae*	*Sus scrofa domestica*	Hausschwein
			Hippopotamidae	*Choeropsis liberiensis Mort.*	Zwergflusspferd *
	Ruminantia	Tylopoda	*Camelidae*	*Camelus bactrianus L.*	Trampeltier *
				Lama glama	Lama *
		Pecora	*Giraffidae*	*Giraffa camelopardalis Tippelskirchi*	Massai-Giraffe * [1]
				Ocapia Johnstoni Sch.	Okapi *
			Bovidae	*Bos taurus L.*	Hausrind
				Bos indicus nanus	Zwergzebu *
				Bison bison	Bison *
				Poephagus grunniens L.	Yak *
				Hemitragus jemlahicus	Tahr *
				Ammotragus lervia Pall.	Mähnenschaf *
				Ovis aries L.	Hausschaf
				Ovis strepsiceros L.	Zackelschaf *
				Ovis musimon	Mufflon *
				Capra hirca L.	Zwergziege *
				Limnotragus speckei	Sumpfantilope *
				Strepsiceros	Kudu *
			Cervidae	*Elaphurus davidianus Mil. Edw.*	Davidshirsch *
				Rangifer tarandus L.	Ren
Proboscidea			*Elephantidae*	*Elephas indicus L.*	indischer Elefant *
				Loxodonta africana L.	afrikanischer Elefant *
Cetacea	Mysticeti		*Balaenopteridae*	*Balaenoptera musculus L.*	Blauwal [1]
				Balaenoptera physalis L.	Finnwal [1]
	Odontoceti		*Delphinidae*	*Phocaena phocaena L.*	Tümmler [1]
Rodentia	Caviamorpha		*Caviidae*	*Cavia cobaya Marcg.*	Meerschweinchen
			Hystricidae	*Hystrix cristatus L.*	Stachelschwein [1]
	Sciuromorpha		*Castoridae*	*Castor canadensis carolinensis*	Biber
	Myomorpha		*Muridae*	*Rattus norvegicus albus*	Albinoratte
Lagomorpha			*Leporidae*	*Oryctolagus cuniculus L.*	Kaninchen

* Herrn PD Dr. *E. M. Lang*, Direktor des Zoologischen Gartens Basel, sowie seinem wissenschaftlichen Assistenten, Dr. *H. Wackernagel*, sprechen wir für die Überlassung dieses Materials unseren herzlichsten Dank aus.

[1] Herrn Prof. Dr. *E. J. Slijper*, Direktor des Zoölogisch Laboratorium der Universiteit van Amsterdam, sowie seinen senschaftlichen Assistenten, Herrn Dr. *C. Naaktgeboren*, sind wir für die Überlassung dieses Materials zu grossem Dank verpfli

TABELLE II

Histologische und histochemische Charakteristika der für die zwei verschiedenen Funktionen spezialisierten Trophoblaststellen des geburtsreifen Allantochorion

	nephropneumoide Funktion	enteroide Funktion
Fundstelle auf dem Allantochorion	echte Zotten oder Labyrinth	*a)* kann fehlen (Funktion ist dann in der persistierenden Omphaloplacenta oder vitellochorialen Placenta lokalisiert) *b)* echte Zotten *c)* faltenartige Erhebungen (Areola, Area intercotyledonaris) *d)* zusätzlich immer in den Trophoblastzellen, welche der Membrana chorii aufsitzen und in der Regel auf die massiven Zottenstämme übergreifen
Beziehungen des Trophoblasten zum mütterlichen Gewebe	hämal/endothelial/epithelial	hämal/epithelial/glandulär
formale Beschaffenheit	Epithelplatten	Zylinderzellen mit domförmigem Apex, oder kernhaltige Abschnitte des Syncytiotrophoblasten
Bürstensaum	nicht vorhanden	deutlich ausgebildet
Basophilie des Cytoplasmas	nicht basophil	Zellbasis stark basophil Zellapex nicht basophil
Glykogenreaktion nach Bauer	negativ	positiv oder negativ
PAS-Reaktion	negativ	irregulär, wenig positive Granula
alkalische Phosphatase	negativ	stark positiv
Adenosintriphosphatase (ATPase)	stark positiv	apicaler Zellsaum leicht positiv
DPN-H-Diaphorase (Cytochrom-C-Reductase)	negativ	stark positiv

solche Zotte als monotop-ambivalent, wobei das monotop besagen will, dass die vorhandenen Spezialisationen auf ein und derselben Zotte des Allantochorion auftreten, und das ambivalent, dass diese abwechslungsweise nebeneinander vorkommen.

Bei den Nagern finden sich im Labyrinth, welches den allantochorialen Teil der Placenta bildet, nur Epithelplatten (Abb. 2). Die Zotten des Allantochorion sind alle in einer Richtung weiterdifferenziert worden. Sie dienen ausschliesslich der nephropneumoiden Funktion. Wir bezeichnen solche Zotten als monotop-monovalent. Die für die enteroide Funktion spezialisierten Stellen finden sich

in der gleichzeitig vorhandenen funktionstüchtigen Omphaloplacenta oder vitellochorialen Placenta.

Bei den Placenten der Carnivoren und Elefanten findet sich ebenfalls ein Labyrinth, welches aus den Zottenanteilen besteht, die für die nephropneumoide Funktion spezialisiert sind (Abb. 3, 4). Die Zottenenden dagegen hängen in die Uterindrüsen hinein und sind für die enteroide Funktion spezialisiert (Abb. 5). Wir bezeichnen solche Zotten als monotop-bivalent, wobei bivalent besagen will, dass die nephropneumoide Funktion von der enteroiden räumlich getrennt angeordnet ist, d.h. ein bestimmter Abschnitt einer Zotte dient nur einer Funktion.

Bei denjenigen Placenten, welche monotop-bivalente Zotten aufweisen, jedoch kein Labyrinth ausbilden, ist die Verteilung der beiden Abschnitte auf der Zotte gerade umgekehrt wie bei den Carnivoren- und Elefantenplacenten. So finden wir bei den Equidae und Tapiridae den für die enteroide Funktion spezialisierten Abschnitt an der Zottenbasis und auf dem Zottenstamm, die nephropneumoide Funktion dagegen auf den Zottenenden (Abb. 6).

Bei den Placenten der Rhinocerotidae und Camelidae besitzt jeweils ein einzelnes Zottenbäumchen einen gleichartig gebauten Trophoblastüberzug. Dieser ist entweder für die nephropneumoide Funktion (Abb. 7) oder für die enteroide Funktion (Abb. 8) spezialisiert. Wir bezeichnen solche Zottenpopulationen als diplotop-heterovalent; diese beiden Begriffe wollen besagen, dass sich die Zottenpopulation zum Teil aus rein nephropneumoiden, zum Teil aus rein enteroiden Zotten zusammensetzt.

Bei den Placenten der Giraffidae, Bovidae und Cervidae stellen die Cotyledonen diejenigen Stellen dar, die für die nephropneumoide Funktion spezialisiert sind (Abb. 9), während die Area intercotyledonaris für die enteroide Funktion verantwortlich ist (Abb. 10).

Ergebnisse und Diskussion

Wenn wir unsere Befunde zusammenfassen (Tabelle III), so ergibt sich, dass wir zwei verschiedene Zottenpopulationen auf dem Allantochorion zu unterscheiden haben. Einerseits bildet das Allantochorion Zotten aus, von denen jede Zotte spezialisierte Stellen sowohl für die nephropneumoide wie auch für die enteroide Funktion aufweist. Andererseits stehen dem diejenigen allantochorialen Zottenpopulationen gegenüber, bei welchen gewisse Zotten nur für die nephropneumoide, gewisse nur für die enteroide Funktion spezialisiert sind. Einen Sonderfall stellen diejenigen allantochorialen Placenten dar, welche nur für die nephropneumoide Funktion spezialisierte Zotten besitzen, daneben aber für die enteroide Funktion eine funktionstüchtige Omphaloplacenta oder eine vitellochoriale Placenta aufweisen.

TABELLE III

Einteilung der Zotten des geburtsreifen Allantochorion nach funktionellen Gesichtspunkten

monotop	*diplotop*
Die vorhandenen spezialisierten Stellen sitzen auf jeder Zotte.	Die Zottenpopulation ist heterovalent, d.h. es finden sich zwei Zottenarten.

1: *monovalent:* nur für die nephropneumoide Funktion spezialisiert. Beispiel: Rodentia 2: *ambivalent:* für beide Funktionen spezialisiert; mosaikartige Anordnung. Beispiel: Simiae, Homo 3: *bivalent:* ein Abschnitt jeder Zotte ist für die eine, der andere Abschnitt für die andere Funktion spezialisiert. Beispiele: Equidae, Tapiridae, Carnivora, Proboscidea	*heterovalent:* *a:* nephropneumoide Zotte *b:* enteroide Zotte Beispiele: Bovidae, Rhinocerotidae

Wenn die Zotten des Allantochorion in sich gleichartig gebaut sind, so bezeichnen wir sie als monotop (vgl. Tabelle III). Sind bei monotopen Zotten die für die beiden Funktionen spezialisierten Stellen mosaikartig über die Trophoblastoberfläche verteilt, so sprechen wir von (monotop-)ambivalenten Zotten. Falls die beiden Funktionen auf bestimmte topographische Areale einer Zotte aufgeteilt, d.h. nicht mosaikartig angeordnet sind, so sprechen wir von (monotop-) bivalenten Zotten. Findet sich nur eine einzige Zottenart, welche auf Grund der gleichzeitig vorhandenen funktionstüchtigen Omphaloplacenta oder der vitellochorialen Placenta nur für die nephropneumoide Funktion spezialisiert ist, so bezeichnen wir diese Zotten als (monotop-)monovalent. Im Gegensatz zu den monotopen stehen die Zottenpopulationen, welche zwei verschiedenartige, für verschiedene Funktionen spezialisierte Zotten besitzen. Wir bezeichnen sie als

Tabelle IV

Einteilung der allantochorialen Geburtsplacenten
(zum Teil in Anlehnung an Portmann (1938/39))

Placenta concjunta (Geburtsplacenta besteht aus: Pars fetalis und Pars materna) Placenta vera		Placenta apposita (Geburtsplacenta besteht aus: Pars fetalis) Semiplacenta	
Primäre Placenta (massig/cumulata)	*intermediäre Placenta*	*sekundäre Placenta* (gedehnt/plicata)	
monotope Zotten	monotope Zotten	monotope Zotten	diplotope Zotten
monovalent-hämal oder ambivalent-hämo-hämal	monovalent-endothelial oder bivalent-endothelio-epithelial glandulär	monovalent-epithelial oder bivalent-epithelio-glandulär	heterovalent-epithelio glandulär
Insectivora ⟶ monovalent-hämal	⟶	Scalopus aquaticus L. monovalent-epithelial	
	Tubulidentata monovalent-endothelial	Pholidota (Manis, Schuppentier) monovalent-epithelial	
	Chiroptera monovalent-endothelial		+ ══ ══ ══
Edentata = Xenarthra Cingulata (Gürteltier) ⟶ monovalent-hämal Vermilingua (Ameisenbär) monovalent-hämal * Rodentia (Simplicidentata) monovalent-hämal * Lagomorpha monovalent-hämal	⟶ Tardigrada (Faultier) monovalent-endothelial	+ ══ ══ ══	══
+ ══ ══ ══ ══	+ ══ ══ ══ ══ Carnivora (* Fissipeda) (Pinnipeda?) bivalent- endothelio-glandulär Subungulata Sirenia Hydracoidea * Proboscidea bivalent- endothelio-glanulär	* Cetacea bivalent- epithelio-glandulär	
		Perissodactyla	
		* Equidae bivalent- epithelio-glandulär * Tapiridae bivalent- epithelio-glandulär	* Rhinocerotidae heterovalent- epithelio-glandulär
		Artiodactyla	
			* Suina heterovalent- epithelio-glandulär * Tylopoda heterovalent- epithelio-glandulär
		Pecora	
Dermoptera = Hautflügler (Flattermaki) ambivalent-hämo-hämal		Tragulidae bivalent- epithelio-glandulär ?	* Cervidae * Giraffidae Antilocapridae * Bovidae } hetero valent epithe glandu
	Primates Prosimia		
Tarsiiformes ⟵ ? ⟶ ambivalent-hämo-hämal	Tupaiiformes ⟵ ? ⟶ bivalent- endothelio-epithelial ?	Lorisiformes bivalent- epithelio-glandulär Lemuriformes bivalent- epithelio-glandulär	
	Galago demidovii Fischer ⟵?⟶ bivalent- endothelio-epithelial	Galagoida bivalent- epithelio-glandulär	
* Simia ambivalent-hämo-hämal * Homo ambivalent-hämo-hämal			

* Eigene Untersuchungen (vgl. Tabelle I); die übrigen Ordnungen und Familien sind nach den Angaben von Starck (1 ergänzt worden.

+ Oberhalb der gestrichelten schiefen Doppellinie sind diejenigen allantochorialen Geburtsplacenten aufgeführt, we monovalente, nur für die nephropneumoide Funktion spezialisierte Zotten besitzen. Die enteroide Funktion ist in der persisti den Omphaloplacenta oder vitellochorialen Placenta lokalisiert.

diplotop-heterovalent und unterscheiden einerseits nephropneumoide und ındererseits enteroide Areale, resp. Zotten (vgl. Tabelle III).

Die Beziehungen zwischen dem Trophoblasten und dem Endometrium mit seinen Anteilen sind allgemein bekannt (vgl. Starck 1959, Amoroso 1961). Wenn wir nun einerseits für die nephropneumoiden und andererseits für die ente-:oiden Stellen diese Beziehungen betrachten, so ergeben sich einige interessante Gesichtspunkte (vgl. Tabelle II und IV).

Die nephropneumoiden Stellen, d.h. die Epithelplatten können direkt mit lem mütterlichen Blut in Kontakt treten, wie z.B. in den Placenten der Primaten ınd Nager (vgl. auch Abb. 1 und 2). In beiden Fällen sind die Placenten nach Grosser (1909) hämochorial. Bei den Nagern liegt eine Labyrinthplacenta vor; hre Zotten sind ausschliesslich monovalent. Bei den Primaten dagegen besitzt lie Placenta noch echte Zotten, welche ambivalent sind.

Die Epithelplatten können auch den kernfreien Abschnitten der mütterlichen Endothelien angelagert sein (vgl. auch Abb. 3 und 4). Grosser (1909) hat diese Form als endotheliochoriale Placenta bezeichnet. Die Zotten der hieher gehörigen Placenten sind aber entweder monovalent, wenn eine funktionstüchtige Omphalo-placenta oder eine vitellochoriale Placenta vorhanden ist, oder bivalent, wie z.B. bei den Carnivoren und Elefanten (vgl. Tabelle IV). Die Zottenabschnitte, die lie Epithelplatten tragen, bilden in der Regel ein Labyrinth (vgl. Abb. 3 und 4).

Die dritte Möglichkeit, die sich findet, besteht in der direkten Aneinander-agerung von Epithelplatten und Oberflächenepithel des Endometrium, wobei ich die mütterlichen Kapillaren soweit in das Uterusepithel aufwölben können, lass auch eine Art Epithelplatten entstehen (vgl. Töndury 1944). Grosser (1909) ıat diese Placenten als epitheliochorial bezeichnet. Die Zotten dieser Placenten ind monovalent, soweit eine Omphaloplacenta oder eine vitellochoriale Placenta 'orhanden ist, bivalent wie bei den Cetacea, Equiden und Tapiriden, oder hete-'ovalent wie bei den Rhinocerotiden und den meisten Artiodactyla (vgl. Tabelle IV).

Die Beziehungen der nephropneumoiden Stellen, d.h. der Epithelplatten :um Endometrium können wir, wie aus den obigen Ausführungen hervorgeht, n Anlehnung an Grosser (1909) als hämal, endothelial oder epithelial bezeichnen. Eine direkte Anlagerung von Epithelplatten an Bindegewebselemente les Endometrium, eine Beziehung, die von Grosser (1909) als syndesmochorial bezeichnet worden ist, haben wir in dem von uns untersuchten Material nicht gefunden. Damit stimmen die Befunde vieler anderer Autoren überein (vgl. Harrison and Hamilton 1952, Björkman 1954, Björkman and Bloom 1956/57, Starck 1959, Hamilton, Harrison and Young 1960, Ludwig 1962).

Die für die enteroide Funktion spezialisierten Stellen des Allantochorion können direkt mit dem mütterlichen Blut in Kontakt sein, wie z.B. in der Prima-enplacenta. Diese hämale Beziehung der enteroiden Stellen haben wir nur bei mbivalenten Zotten gefunden. Bei bivalenten oder heterovalenten Zotten sind

die enteroiden Stellen stets mit dem intakten Uterusepithel in Kontakt, d.h. die Beziehung ist immer epithelial. Einen Spezialfall können wir dabei noch abgrenzen: nämlich die Beziehung der für die enteroide Funktion spezialisierten Stellen zu den Drüsenmündungen des Endometrium, wobei die Glandulae uterinae Uterinmilch produzieren. Am bekanntesten ist diese Beziehung von den Areolae des Schweins (vgl. Heusser 1927, Töndury 1944, Hitzig 1949, Dempsey, Wislocki and Amoroso 1955). Sie gilt aber auch für die Placenten der Carnivora, Proboscidea, Cetacea, Perissodactyla und Artiodactyla (vgl. Tabelle IV; Kolster 1909, 1910, Drieux et Thiéry 1951, Starck 1959). Wir bezeichnen dieses Verhalten als glandulär.

Wir schlagen nun vor, die Beziehungen des Trophoblasten zum Endometrium so zu benennen, dass zuerst diejenige für die nephropneumoide Funktion, also für die Epithelplatten, dann diejenige für die enteroiden Stellen aufgeführt werden (vgl. Tabelle IV): also hämo-hämal, endothelio-epithelial, endothelio-glandulär, epithelio-epithelial oder epithelio-glandulär. Wenn nur, wie bei monovalenten Zotten, eine Bezeichnung (hämal, endothelial oder epithelial) vorliegt, heisst das, dass gleichzeitig eine funktionstüchtige enteroide Omphaloplacenta oder vitellochoriale Placenta vorhanden sein muss (vgl. Tab. IV).

Wenn wir die Verteilung der nephropneumoiden sowie enteroiden Stellen auf den Zotten des Allantochorion gleichzeitig mit ihren Beziehungen zum Endometrium für die Einteilung der Placenten heranziehen, erhalten wir das in Tabelle IV dargestellte Schema. Überraschend für uns war die Tatsache, dass die hier vorgeschlagene Einteilung mit derjenigen von Portmann (1938/39) weitgehend übereinstimmt: dieser Forscher gelangte auf Grund vergleichender Untersuchungen über die Ausdehnung der Allantois, die Funktion des Mesonephros und den Entwicklungsgrad des Neugeborenen, also auf einem ganz anderen Weg zu dieser Einteilung. Auch die von Robinson (1904) (Placenta conjuncta, Placenta apposita), Strahl (1906) (Placenta vera, Semiplacenta) und Asheton (1906) (Placenta cumulata, Placenta plicata) vorgeschlagenen Einteilungen stimmen mit unserer weitgehend überein, was in unserem Schema zum Ausdruck kommt. Dagegen gilt die Grosser'sche Einteilung streng genommen ausschliesslich nur für diejenigen Placenten, welche über eine funktionstüchtige Omphaloplacenta oder vitellochoriale Placenta verfügen, da dieser Forscher nur die nephropneumoiden Stellen für sein Schema berücksichtigte. In diesem Sinne stellt unsere Tabelle eine Erweiterung auch auf die enteroide Funktion dar.

In der vorliegenden Einteilung sind weitere Eigenheiten gewisser allantochorialer Placenten, wie z. B. die Riesenzellen nicht in Betracht gezogen worden. Doch glauben wir, dass mit deren Berücksichtigung keine prinzipiellen Änderungen erforderlich werden, sondern nur eine Verfeinerung der vorgeschlagenen Einteilung möglich wird.

ZUSAMMENFASSUNG

Die für die nephropneumoide und die enteroide Funktion spezialisierten Stellen der Zotten von allantochorialen Geburtsplacenten werden histologisch und histochemisch charakterisiert (Tabelle II). Die Anordnung dieser spezialisierten Stellen auf den Zotten des Allantochorion wird für zahlreiche Säugetierarten beschrieben (Tabelle III).

Auf Grund der Befunde und unter Berücksichtigung der Beziehungen des Trophoblasten zum Endometrium wird eine Einteilung der allantochorialen Geburtsplacenten (Tabelle IV) vorgeschlagen, welche eine Erweiterung des von GROSSER gegebenen Schemas darstellt.

RÉSUMÉ

Les zones à fonctions nephropneumoïdes et entéroïdes des villosités de placentas allanto-choriaux sont caractérisées histologiquement et histochimiquement (Tab. II) et leur disposition sur les villosités est décrite pour toute une série de Mammifères (Tab. III).

Au vu des résultats et en tenant compte des relations entre trophoblaste et endomètre, il est proposé une classification des placentas allanto-choriaux qui élargit le schéma donné par GROSSER.

SUMMARY

The areas responsible for nephropneumoid and enteroid functions along the chorionic villi of the mature chorio-allantoic placenta are characterized in histological and histochemical ways (Tab. II). The arrangement of these spezialized structures on the chorionic villi of the allantochorion is described for a number of mammals (Tab. III).

With respect to the results and considering the relation between trophoblast and endometrium a classification of the mature chorioallantoic placentas is proposed which amplifies the scheme offered by GROSSER.

LITERATURVERZEICHNIS

AMOROSO, E. C. 1961. *Histology of the Placenta.* Brit. med. Bull. 17: 81-90.

AMSTUTZ, E. 1960. *Beobachtungen über die Reifung der Chorionzotten in der menschlichen Placenta mit besonderer Berücksichtigung der Epithelplatten.* Acta anat. 42: 12-30.

ASSHETON, R. 1906. *The Morphology of the ungulate Placenta, particularly the Development of that Organ in the Sheep, and Notes upon the Placenta of the Elephant and Hyrax.* Philos. Trans. B. 198: 143-220.

BJÖRKMAN, N. 1954. *Morphological and Histochemical Studies on the Bovine Placenta.* Acta anat. Suppl. 22=2 ad vol. 22.

— and G. BLOOM. 1956-57. *On the Fine Structure of the Foetal-maternal Junction in the Bovine Placentome.* Z. Zellforsch. 45: 649-659.

BONNET, R. 1903. *Beiträge zur Embryologie des Hundes. Zweite Fortsetzung.* Anat. H. 20: 323-499.

BREMER, J. L. 1916. *The Interrelations of the Mesonephros, Kidney and Placenta in Different Classes of Animals.* Amer. J. Anat. 19: 179-209.

DEMPSEY, E. W., G. B. WISLOCKI and E. C. AMOROSO. 1955. *Electron Microscopy of the Pig's Placenta, with Especial Reference to the Cell-membranes of the Endometrium and Chorion.* Amer.J. Anat. 96: 65-101.

DOLINAR, Z. J., K. S. LUDWIG und E. MÜLLER. 1963. *Ein weiterer Beitrag zur Kenntnis der Placenten der Ordnung Perissodactyla: Eine Geburtsplacenta von Equus asinus L.* Acta anat. 53: 81-96.

— 1965. *Ein weiterer Beitrag zur Kenntnis der Placenten der Ordnung Perissodactyla: Zwei Geburtsplacenten des indischen Panzernashorns (Rhinoceros unicornis L.)* Acta anat. 61: 331-354.

DRIEUX, H. et G. THIÉRY. 1951. *La placentation chez les Mammifères domestiques. III. — Placenta des Bovidés.* Rec. Méd. vét. 127: 5-25.

ESCHRICHT, D. F. 1837. *De organis, quae respirationi et nutritioni foetus mammalium inserviunt*; anniversaria (Schultzianis, Havniae).

GROSSER, O. 1909. *Vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Eihäute und der Placenta mit besonderer Berücksichtigung des Menschen* (Wilhelm Braumüller, Wien und Leipzig).

HAMILTON, W. J., R. J. HARRISON and B. A. YOUNG. 1960. *Aspects of Placentation in certain Cervidae.* J. Anat., Lond. 94: 1-33.

HARRISON, R. J. and W. J. HAMILTON. 1952. *The reproductive tract and the placenta and membranes of Père David's Deer (Elaphurus davidianus Milne Edwards).* J. Anat., Lond. 86: 203-225.

HEUSER, C. H. 1927. *A Study of the Implantation of the Ovum of the Pig from the Stage of the Bilaminar Blastocyst to the Completion of the Fetal Membranes.* Carneg. Inst. Pub. No. 380, Contrib. Embryol. 19: 229-244.

HITZIG, W. H. 1949. *Über die Entwicklung der Schweineplacenta.* Acta anat. 7: 33-81.

JENKINSON, J. W. 1906. *Notes on the Histology and Physiology of the Placenta in Ungulata.* Proc. zool. Soc. Lond. 73-96.

KOLSTER, R. 1909. *Weitere Beiträge zur Kenntnis der Embryotrophe. III. Über den Uterus gravidus von Rangifer tarandus h. sm.* Anat. H. 38: 101-192.

— 1910. *Weitere Beiträge zur Kenntnis der Embryotrophe. IV. Zur Kenntnis des Chorionepithels.* Anat. H. 40: 149-178.

LUDWIG, K. S. 1962. *Beitrag zum Bau der Giraffenplacenta.* Acta anat. 48: 206-223.

— und W. VILLIGER. 1965. *Zur Ultrastruktur der Blattzottenepithelien in der Placenta des indischen Panzernashorns (Rhinoceros unicornis L.).* Acta anat. 62: 593-605.

PORTMANN, A. 1938/39. *Die Ontogenese der Säugetiere als Evolutionsproblem. I und II.* Biomorphosis 1: 49-66 und 109-126.

ROBINSON, A. 1904. *Lectures on the early stages in the Development of mammalian Ova and on the Formation of the Placenta in different Groups of Mammals.* J. Anat., Lond. 38: 186-204, 325-340 und 485-502.

STARCK, D. 1959. *Ontogenie und Entwicklungsphysiologie der Säugetiere.* KÜKENTHAL'S Handbuch der Zoologie, 8. Bd., 22. Lieferung, Teil 9, Beitrag (7). Berlin.

STRAHL, H. 1906. *Die Embryonalhüllen der Säuger und die Placenta.* HERTWIG'S Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Bd. 1/2, pp. 235-368. Jena.

TAFANI, A. 1886. *Sulle condizioni utero-placentali della vita fetale.* zit. HERMANN-SCHWALBE'S Jber. Fortschr. Anat. Physiol., 1. Abt. 15: 602-607.

TÖNDURY, G. 1944. *Zum Feinbau des Chorionepithels der Schweineplacenta.* Rev. suisse Zool. 51: 369-376.

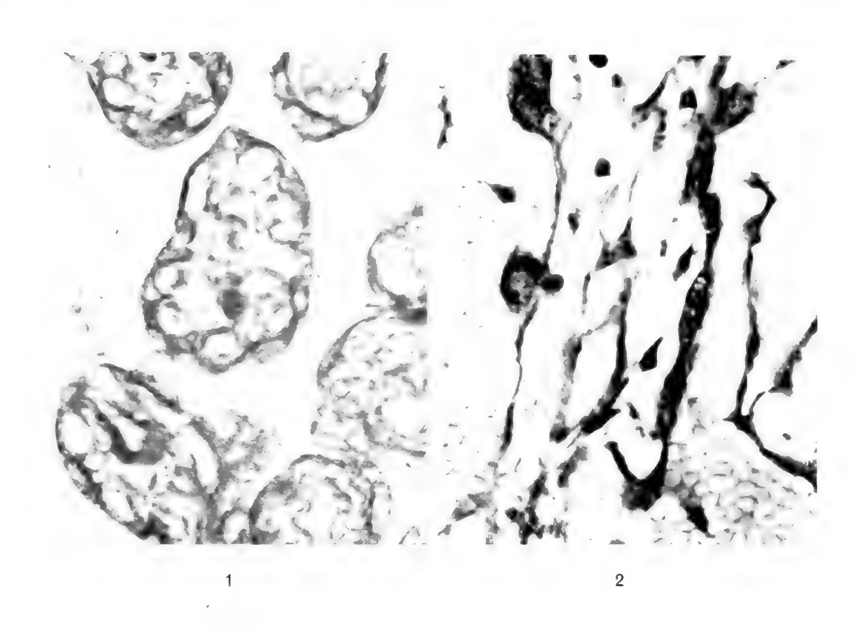


ABB. 1.

Zottenquerschnitte aus der Placenta eines Orang Utan *(Pongo pygmaeus* L.). Färbung: Azan. Vergr. 510×. Man erkennt deutlich die Epithelplatten. Der zwischen ihnen gelegene Trophoblastanteil trägt einen Bürstensaum. Die Zotten sind ambivalent-hämo-hämal.

ABB. 2.

Schnitt durch das Labyrinth der Placenta einer Ratte *(Rattus norvegicus albus)*. Färbung: Azan. Vergr. 510×. In der Mitte längsverlaufend die fetale Zotte mit den vorgebuckelten kernhaltigen Abschnitten des Trophoblasten. Dazwischen die Epithelplatten, welche direkt an das mütterliche Blut angrenzen. Die Zotten sind monovalent-hämal.

Abb. 3, 4 und 5.

Ausschnitte aus bivalent-endothelio-glandulären Placenten. Färbung: Azan. Vergr. 510×.

Abb. 3 : Schnitt durch das Labyrinth der Placenta eines Leoparden (*Panthera pardus* L.). Links von der Mitte längsverlaufend ein mütterliches Gefäss, rechts davon ein fetales. In der Mitte eine Epithelplatte.

Abb. 4 : Schnitt durch das Labyrinth der Placenta eines Elefanten (*Loxodonta africana* L.). Längsverlaufend in der Mitte die fetale Zotte mit ihren Blutgefässen. Auf beiden Seiten die von Endothel ausgekleideten mütterlichen Kapillaren. Sie sind durch die Schrumpfung etwas vom fetalen Teil abgehoben. Die Epithelplatten sind gut erkennbar.

Abb. 5 : Schnitt durch eine Zottenspitze der Placenta einer Katze (*Felis catus* L.). Die von einem Zylinderepithel überzogene Zottenspitze ragt in die Mündung einer Uterindrüse hinein. Der Bürstensaum der Zylinderepithelien ist deutlich zu erkennen.

6
7
8

ABB. 9 UND 10.

Ausschnitte aus heterovalent-epithelio-glandulären Placenten der Zwischenordnung Pecora. Färbung: Azan. Vergr. 510×.

Abb. 9: Querschnitt durch die Zotte eines Cotyledo der Placenta einer Giraffe (*Giraffa camelopardalis* Tippelskirchi). Die Epithelplatten sind wegen der mit Blut angefüllten Kapillaren leicht zu erkennen.

Abb. 10: Schnitt durch die Area intercotyledonaris der Placenta eines Yak (*Poephagus grunniens* L.). Die Epithelzellen des Trophoblasten sind zylindrisch und tragen einen deutlichen Bürstensaum.

ABB. 6.

Schnitt durch eine Zotte der Placenta eines Schabrackentapirs (*Tapirus indicus* Desm.). Färbung: Azan. Vergr. 320×. Rechts im Bild der von der Chorionplatte abgehende Zottenteil mit den für die enteroide Funktion spezialisierten Trophoblastzellen, links der die Epithelplatten tragende Zottenabschnitt. Die Zotten sind bivalent-epithelio-glandulär.

ABB. 7 UND 8.

Zotten der Placenta eines Lamas (*Lama glama* L.). Die Zottenpopulation ist heterovalent-epithelio-glandulär. Färbung: Azan. Vergr. 510×.

Abb. 7: Ausschnitt aus einer Zotte, die für die nephropneumoide Funktion spezialisiert ist. Die Epithelplatten sind wegen der mit Blut angefüllten Kapillaren leicht zu erkennen.

Abb. 8: Ausschnitt aus einer Zotte, die für die enteroide Funktion spezialisiert ist. Die hohen Epithelzellen des Trophoblasten tragen deutliche Bürstensäume.

Tome 75, n° 46 — Décembre 1968

Zur Morphogenese der Verdauungsorgane und der Larvalorgane von *Fusus* (Gastropoda, Prosobranchia)[1]

von

Pio FIORONI und Adolf PORTMANN
Zoologische Anstalt der Universität Basel und
Laboratoire Arago (Banyuls-sur-mer: P. O., France):

Mit 27 Abbildungen und 5 Tabellen

INHALTSVERZEICHNIS

[1] Ausgeführt mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

A. EINLEITUNG

Die bisherigen Kenntnisse über die Entwicklung der zu den stenoglossen Prosobranchiern gehörenden *Fusus*-Arten sind bescheiden. Wir verdanken Bobretzky (1877), Pelseneer (1910), Portmann (1955) und Habe (1960) kurze Schilderungen von Gelegen. Bobretzkỳ hat schon 1877 eine zwar in manchen Zügen — speziell was die Abbildungen betrifft — richtige, aber nur auf frühe Ontogenesephasen beschränkte Darstellung gegeben. Bei der Ausdeutung seines Textes muss in Betracht gezogen werden, dass er die entodermalen Darmteile zu generalisierend nur in Magen, Leber und Darm unterteilt. Er lässt die gesamte, auch das Stomodaeum umfassende Darmhöhle aus einer Umbiegung des nach der Macromerenüberwachsung entstandenen Blastoporusrandes entstehen, welche mit ihren Rändern mit den Macromeren verwächst. Die ectodermale Invagination des Vorderdarmes wird von ihm ausdrücklich bestritten.

Die einzige, umfangreichere, besonders die Darmentwicklung einschliessende Beschreibung stammt von Portmann (1932 ff); infolge des Fehlens von Schnittserien durch alte Embryonal- und postembryonale Stadien ist aber bisher die detaillierte Analyse des spätembryonalen Schicksals der einzelnen Abschnitte des Verdauungstraktes nicht möglich gewesen.

In den letzten Jahren in Banyuls-sur-mer gesammelte fortgeschrittene Embryonalstadien und die bis zum Alter von 3 Wochen fortgesetzte Aufzucht von Schlüpfstadien erlauben uns heute, eine genauere Schilderung des späten Entwicklungsablaufes zu geben. Erste Angaben dazu finden sich in der vergleichenden Uebersicht von Fioroni (1966). Dank lückenlosen Serien der frühen, durch die Eiklaraufnahme charakterisierten Stadien können wir die schon 1955 gegebene Schilderung in Einzelheiten weiter präzisieren.

Unsere jetzige Arbeit, die damit als Fortsetzung der Studie von Portmann (1955) gedacht ist, berücksichtigt ausschliesslich die Entwicklung der transito-

rischen Organe und besonders des Darmtraktes. Auf die Genese der übrigen Organsysteme, namentlich des Nervensystems, soll in einer weiteren Studie eingegangen werden. Auch die hier kaum berücksichtigte Entwicklung der komplizierten Buccalapparaturen soll später in einer die verschiedenen Entwicklungstypen der Prosobranchier vergleichenden Arbeit genauer geschildert werden. Die vorliegenden Resultate beschränken sich auf die Darstellung der Morphologie; ergänzende histochemische und elektronenoptische Untersuchungen der verschiedenen Zelltypen des Darmtraktes sind geplant.

Entgegen unseren eigenen früheren Angaben treten wir in dieser Arbeit für neue Bezeichnungen für die dem Gastropodenembryo zur Verfügung stehenden Nährstoffe ein. Die Abänderung betrifft die im perivitellinen Eiraum, bzw. im zentralen Kapselraum eingelagerten flüssigen oder kompakten azellulären Nährstoffe, welche bisher in Anlehnung an den allgemeinen Usus auch von uns als Eiweisse (Albumine) bezeichnet worden sind. Zur Zeit an der zoologischen Anstalt Basel getätigte biochemische Untersuchungen zeigen, dass die perivitelline Flüssigkeit zumindest bei Pulmonaten nur sehr wenige Eiweisse enthält. Wir ersetzen daher die bisherige Bezeichnung durch den chemisch neutralen Begriff « Eiklar », wie er auch für das « Eiweiss » des Vogeleies angewendet wird. Wir nehmen den Nachteil in Kauf, dass der Begriff bei einzelnen Gastropoden (z.B. *Fusus !*) auch anfänglich opake perivitelline Flüssigkeiten umschreiben muss.

Damit sind generell folgende, den Gastropoden-Embryonen zur Verfügung stehende Nährstoff-Kategorien zu unterscheiden:

1. embryonale Nährstoffe: eigener Dotter (=Protolecith)
2. extraembryonale Nährstoffe:
   a: zellularisierte: Nähreier, sowie gelegentlich retardierte Embryonen
   b: azelluläre: Eiklar (bisher als Eiweiss, Albumin oder Deutolecith bezeichnet), im perivitellinen Raum des Eies oder im gemeinsamen Kapselraum liegende Nährflüssigkeit.

Unsere marinen Aufenthalte wurden uns in gewohnter Weise durch den Direktor, Herrn Prof. P. Drach und die Mitarbeiter des Laboratoires Arago in Banyuls-sur-mer erleichtert. Für technische Mitarbeit sind wir besonders Frl. Myrtha Herter, Frau Verena von Boletzky und Frau Romy Mangold zu Dank verpflichtet.

B. METHODIK

Alle Embryonen wurden jeweils auch lebend durch die nach der Eiklar-Aufnahme einigermassen transparenten Eikapseln sowie nach der Herauspräparation frei im Meerwasser beobachtet. Als Vitalfarbstoffe dienten uns vor allem Kresyl-Brilliantblau und Methylenblau.

Vor der Fixierung mit wässerigem Bouin und den Fixierungsflüssigkeiten nach Helly, Flemming und Zenker erwies sich eine Lähmung der Stadien mit Kokain als vorteilhaft, da dadurch der Rückzug der Embryonen in ihre Schale meist vermieden werden konnte. Von allen Entwicklungsstadien wurden zahlreiche, auch zu Rekonstruktionen verwendete Paraffinschnitt-Serien angefertigt. Dank der Verwendung von Isopropylalkohol-Paraffingemischen konnte beim Heraufführen der fixierten Embryonen deren Aufenthalt in hochkonzentrierten Alkoholen vermieden werden, was die Schneidbarkeit der dotter- und eiklarhaltigen Zellen des Darmtraktes merklich verbesserte. Die Färbung erfolgte mit Haemalaun (Gegenfärbungen Orange G und Benzopurpurin), Azan, der PAS-Färbung und den Methoden nach Mallory, Prenant und Millot.

Alle Abbildungen der Schnittpräparate wurden mit Hilfe des Zeichenapparates (mit Bildeinspiegelung in den Mikroskoptubus) zum Zeiss WL -Forschungsmikroskop hergestellt.

Die Haltung der Juvenilstadien erfolgte bei täglichem Wechsel des Meerwassers in kleineren Glasgefässen. Die dargebotenen Eingeweide von *Mytilus* wurden, wohl wegen der noch beträchtlichen im Darmtrakt der Jungtiere gespeicherten Nährstoffreserven, nur selten angenommen.

C. GELEGE

Eine eindeutige artliche Zuweisung der Laichkapseln war uns nicht möglich; wahrscheinlich handelt es sich um *Fusus syracusanus*.

Alle unsere Kapseln (Abb. 1) stammen aus Chaluts von 60 bis 80 Metern Tiefe (in der «Vase côtière au large de Béar» vor Banyuls); sie sind meist auf der Tunica von *Ascidia mentula* und *Microcosmus*-Arten zu finden. Einzelne Gelege lösten wir von Pinnaschalen, Schuhsohlen und anderen Substraten ab.

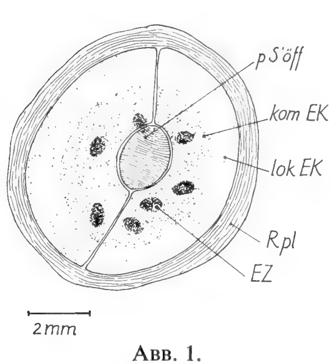


Abb. 1.
Eikapsel.

Das linsenförmige, mit zwei Verwachsungsnähten versehene Kapselkokon besitzt eine zentrale praeformierte Schlüpföffnung (Durchmesser 1,5 mm. (Bobretzky 1877)) mit vorgeformten Risstellen. Diese wird vor dem Schlüpfen durch Schlüpffermente von innen her aufgelöst (vgl. Ankel 1936). Der 3,3 bis 6,5 mm lange und 3,1 bis 5,5 mm breite Kapselraum (vgl. Tab. I) geht peripher in eine Randplatte über, die den Gesamtdurchmesser des Kokons auf 8 bis 9 mm ansteigen lässt. Dieser Kapseltyp kommt in ähnlicher Ausbildung manch anderen

Prosobranchiern zu (vgl. etwa THORSON 1946 und FIORONI 1966). Andererseits sind von japanischen *Fusus*-Arten (*nigrostratus* und *ferrugineus*) auch hochgestellte kelchförmige Gelege bekannt (vgl. HABE 1960). Für unsere *Fusus*-Art ist die völlig glatte Oberfläche typisch, welche eine Besiedlung durch Mikroorganismen verhindert und dadurch auch die Aufzucht im Labor erleichtert.

TABELLE I

Zur Variabilität der Eigrösse

Breite: (in μ)	Länge: (in μ)
400	550
438	538
475	650
450	675
500	563
550	550
550	625

TABELLE II

Der Durchmesser des Kapselraumes einiger Eikapseln

Breite: (in mm)	Länge: (in mm)
3,1	3,4
3,2	3,3
3,2	3,5
3,7	4,0
4,4	4,7
4,4	5,2
4,5	5,1
4,55	5,0
4,6	4,75
4,7	5,6
4,7	6,0
4,8	5,0
5,0	6,0
5,2	5,45
5,3	5,5
5,5	6,5
5,7	6,4

Das Kapselinnere birgt zentral eine kompakte, weisse und undurchsichtige Eiklarmasse, welche die Lage der infolge des Dotters dunkelgelben oder meist orangen Eier fixiert. Die Grösse der längsovalen Eier (Tab. II) variiert beträchtlich; auch die Eizahl pro Kapsel (meist 5 bis 8) ist unterschiedlich (Abb. 2).

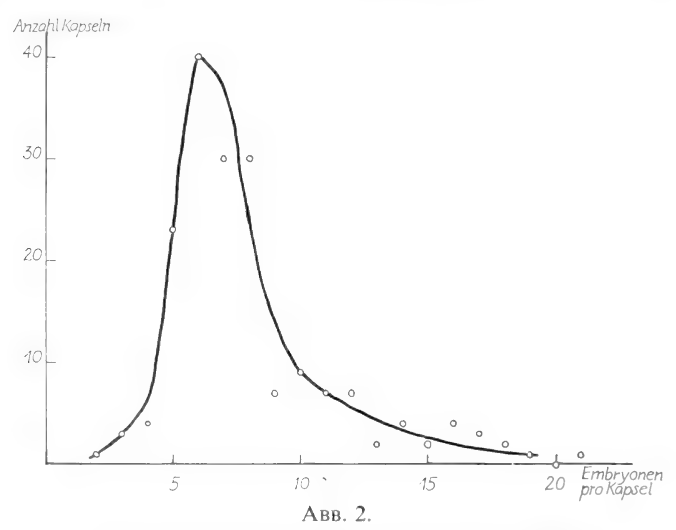


ABB. 2.
Variationsbreite der Embryonenzahl in der Eikapsel.

Wie viele andere Prosobranchier mit langer intrakapsulärer Entwicklung (vgl. FIORONI 1966) sind die Embryonen physiologisch stark ans Kapselleben angepasst. Im Gegensatz zu den Cephalopoden (STOLFI 1933) scheinen im Kapselinnern andere osmotische Verhältnisse als im freien Meerwasser zu herrschen. Daher sterben sogar noch aus der Kapsel genommene Metamorphosestadien innerhalb einer halben Stunde, wenn sie ins freie Meerwasser gebracht werden.

D. ENTWICKLUNGSABLAUF

Infolge der parallel mit der Eiklaraufnahme laufenden Differenzierungsprozessen (mit kleineren individuellen Varianten) und besonders wegen der fliessenden Metamorphose-Vorgänge ist analog wie bei den Pulmonaten (vgl. WEISS) eine Aufteilung in klar getrennte Entwicklungsstadien unmöglich. Wir geben deshalb im folgenden jeweils die Charakteristika von ganzen, uns typisch erscheinenden Ontogeneseabschnitten.

I. ZUR FRÜHENTWICKLUNG

Trotz dem Dotterreichtum läuft — wie bei jedem Gastropoden (inklusive *Fulgur* mit 1700 μ Eidurchmesser) — eine totale Spiralfurchung ab. Analog

anderen dotterreichen Prosobranchiern (vgl. FIORONI 1966) wird der grösste Teil des Protolecithes in vier æqualen, sich nicht mehr weiter teilenden, schon von

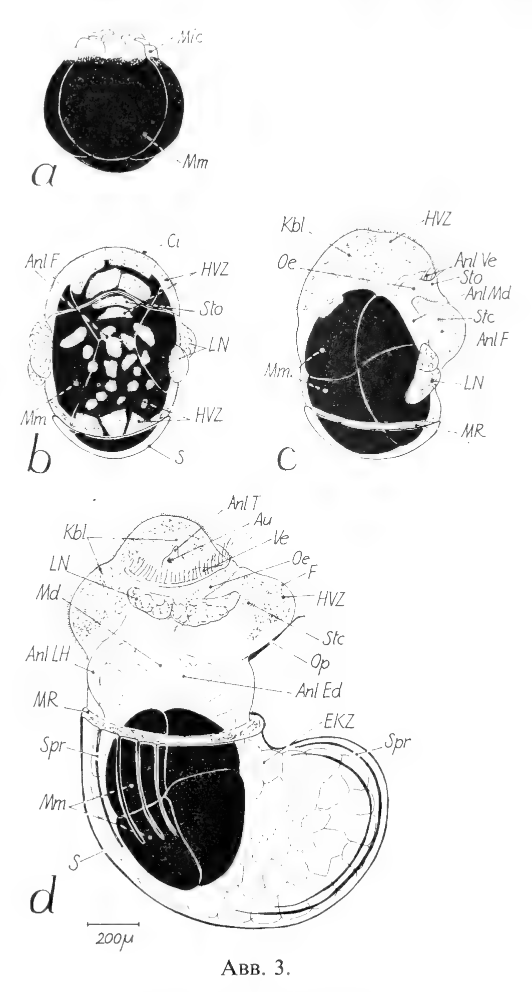


ABB. 3.

Frühe Entwicklungsstadien:

1. „Macromeren-Stadium" der Furchung *(a)*

2. Bilateralsymmetrischer Praeveliger vor der Eiklaraufnahme mit kegelförmiger Schale (*b*: von ventral, *c*: von lateral)

3. Veliger in der Phase intensiver Eiklaraufnahme *(d)* mit beginnender Volution und Retroflexion. — Die Ganglien und Mesoblastzellen sind nicht eingezeichnet.

BOBRETZKY geschilderten Macromeren konzentriert. Die zahlreichen Dotterschollen werden durch von einer perinucleären Plasmamasse ausgehende plasmatische Ausläufer umschlossen. -Es sei betont, dass diese Teilungsarretierung

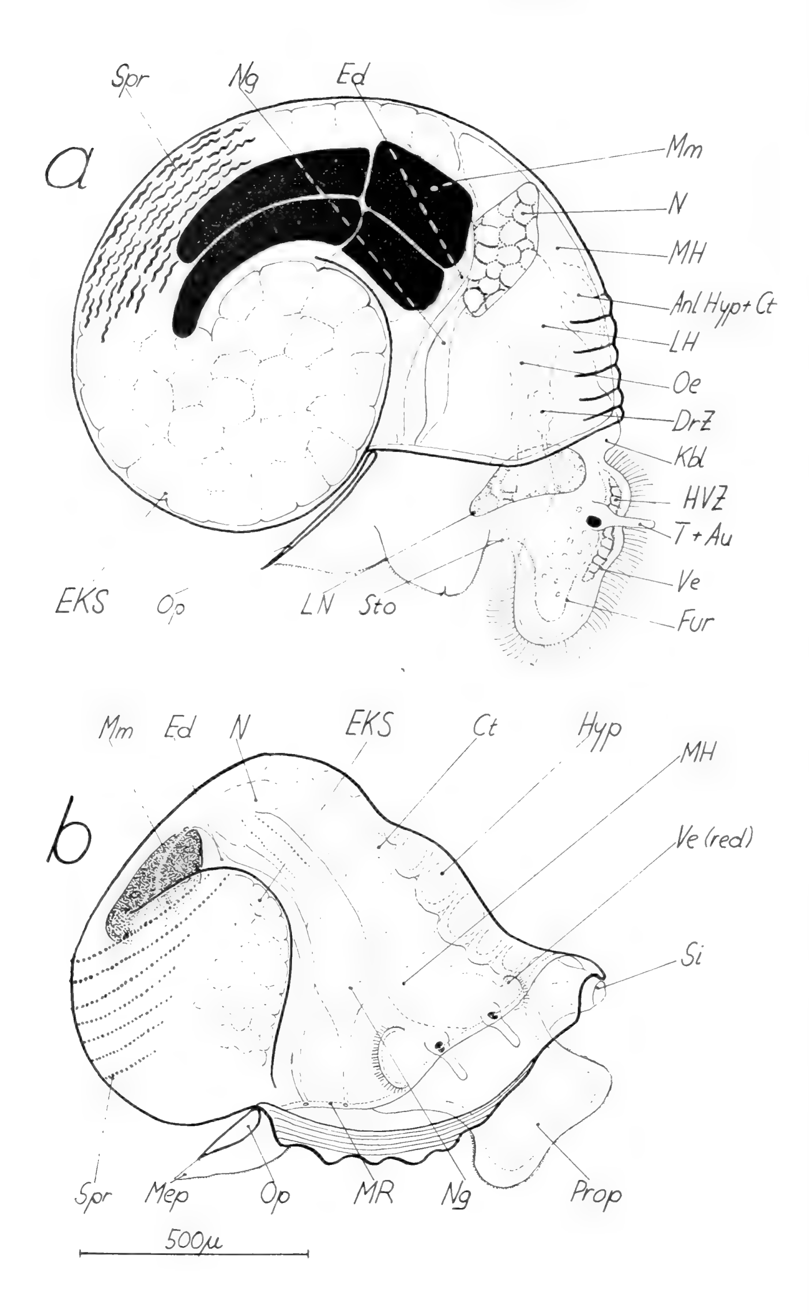


ABB. 4.

Spätere Entwicklungsstadien (tordiert):
1. Veliger in Metamorphose *(a)*
2. Embryo kurz vor dem Schlüpfen *(b)*.

der Macromeren bei vielen anderen Prosobranchiern unterbleibt (vgl. auch FIORONI 1966).

Die ihnen aufsitzenden kleinen Ectoblastzellen der „ Micromerenkappe " resorbieren rasch die in ihr Plasma eingelagerten Dotterplättchen (Abb. 3a und 6). Vor der Eiweissaufnahme scheint somit der in den Micromeren eingelagerte Dotter den wichtigsten Nährstofflieferanten zu bilden, während der später noch lange erhaltene Macromerendotter intakt gelassen wird. In den embryonalen

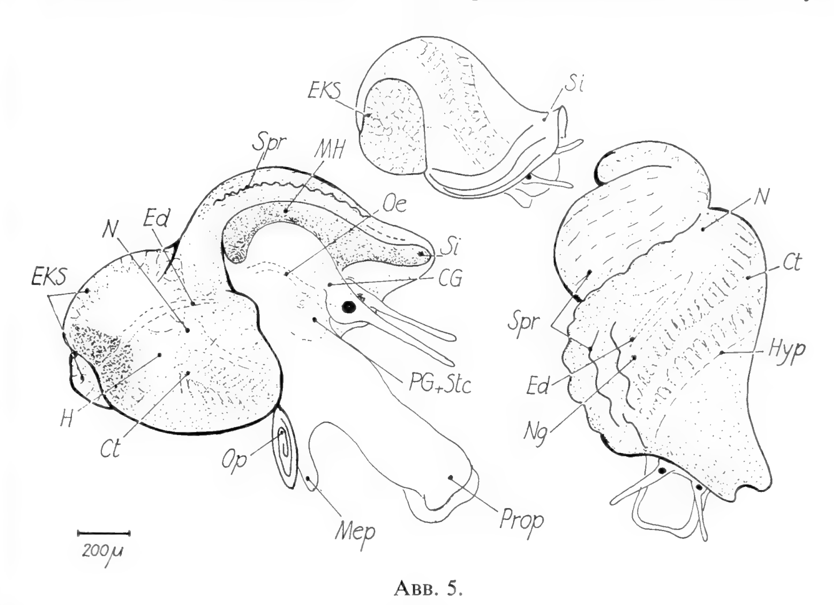


ABB. 5.

Schlüpfstadium. Die Tiere sind fast undurchsichtig. — Das mittlere Jungtier ist stark verkleinert gezeichnet.

Zellen können immerhin einzelne Protolecithreste lange erhalten bleiben; beispielsweise lassen sich noch im Stadium der späten Eiklar-Aufnahme einzelne in Oesophag- und Larvalnierenzellen eingelagerte Dotterplättchen finden.

Infolge der grossen Macromeren ist die Furchungshöhle weitgehend reduziert.

II. PRAEVELIGER VOR DER EIKLAR-AUFNAHME

Der frühe noch bilateralsymmetrische Embryo (Abb. 3b und c, 7) wird stark durch den Dottergehalt geprägt. Er erscheint uns daher noch molluskentypischer als die entsprechenden Stadien der dotterarmen Prosobranchierentwicklungen; die von uns an anderer Stelle propagierte Eigenständigkeit der frühen Gastropodenstadien (vgl. FIORONI 1966ff) und die Nichtübereinstimmung mit der Annelidentrochophora treten bei *Fusus* noch klarer in Erscheinung. Wir benennen deshalb das Stadium vor der Nährstoffaufnahme als „Praeveliger".

Das Innere des ovoiden Keimes — seine Ventralseite ist durch die sich schwach abhebende Fussanlage bereits markiert — wird zu grossen Teilen von den vier Macromeren ausgefüllt (Abb. 7). Diese bilden, wie BOBRETZKY (1877) schon beachtet hat, das Dach des anfänglich sehr kleinlumigen Mitteldarmes, aus welchem in der Folge durch topographische Sonderung der Magen und die beiden Säcke der Mitteldarmdrüse hervorgehen werden. Histologisch lassen sich — wie auf pg 844 erläutert werden wird — am unterschiedlichen Zellbau bereits

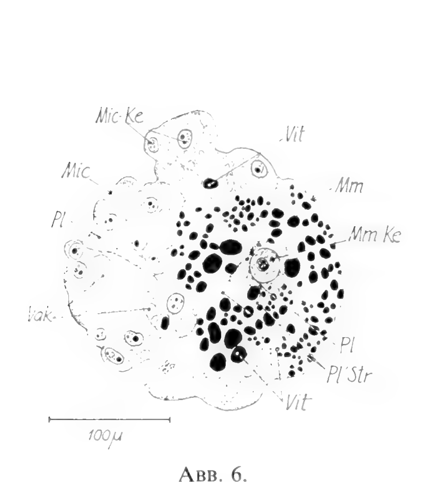


ABB. 6.

„Macromeren-Stadium"
(Schnitt: vgl. Abb. 3*a*).

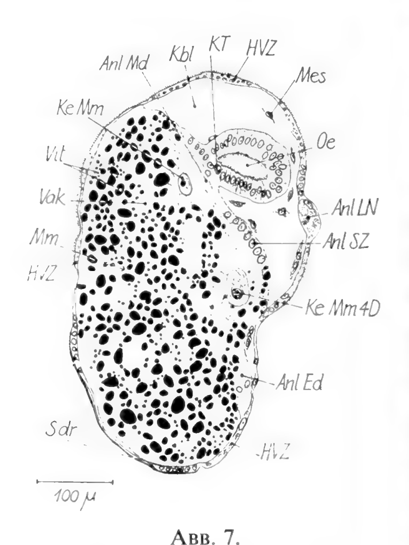


ABB. 7.

Praeveliger vor der Eiklaraufnahme
(Parasagittalschnitt etwas seitlich vom Stomodaeum: vgl. Abb. 3*b* und *c*).

die jetzt noch einen einheitlichen Sack bildenden prospektiven Bezirke der einzelnen Darmteile unterscheiden. — Auf die Bedeutung der hier verwirklichten Praezedenz der histologischen Differenzierung vor der topographischen Sonderung wird in der Diskussion (pg 873 ff) noch eingegangen werden.

Die von einer umfangreichen Plasmamasse umgebenen, voluminösen, mit einem grossen Nucleolus ausgestatteten Macromeren-Kerne (Kerndurchmesser etwa 45 μ) sind gegen das Lumen zu gelagert. Der Kern der D-Macromere (Abb. 7) zeigt die schon 1955 genauer signalisierten Anfärbungsunterschiede. Die von einer feinen Membran umhüllten Dotterplättchen (vgl. Abb. 22) differieren in ihren Volumina, was auch für verschiedene andere Prosobranchier typisch ist (vgl. z.B. FIORONI (1965) für *Nassa*-Arten). — Auf Schnitten sind natürlich infolge der unterschiedlichen Anschnittflächen die Dotterplättchen sowieso ungleich gross; die realen Grössenunterschiede sind aber durch ein kontinuierliches Studium von Schnittserien sichergestellt.

Das ventrale Darmepithel ist kleinzellig und stellenweise noch mit Protolecithresten versehen. Es steht mit dem kurzen, durch eine ectoblastische Invagination eingestülpten und dann ins Entoderm durchgebrochenen, cilienbesetzten Oesophag in Verbindung. Dessen mesodermwärts mit Vakuolen ausgestattete Zellen zeigen häufig Kernteilungen, und im stomodealen Gebiet macht sich unter Zellverdickung die erste Anlage der transitorischen Verschlussapparatur (= „Bourrelet de fermeture" (Portmann 1955)) bemerkbar. Diese findet sich schon in den Abbildungen Bobretzky's, wird in ihrer Bedeutung aber verkannt.

Die Schalendrüse hat ein dünnes Schalenhäutchen von napfartiger Gestalt abgeschieden; teilweise schon vor der Eiklar-Aufnahme machen sich erste Anzeichen der Volution bemerkbar. Im Fuss ist bei manchen Embryonen die immer vor dem Pedalganglion aufgebaute, auf Abb. 7 nicht getroffene Statocyste als Einstülpung vom Ectoblast her invaginiert. An transitorischen Organen sind die schon von Bobretzky (1877) genau geschilderten paarigen Larvalnieren und die Hautvakuolenzellen aufgetreten. Erstere bestehen entgegen den meist einzelligen, gelegentlich freilich mehrkernigen Larvalnieren der übrigen Prosobranchier (vgl. Fioroni 1966) aus mehreren (meist 4 bis 6) hintereinander liegenden Zellen. Sie weisen die typischen Vakuolen auf (ein grosser zentraler und viele kleine periphere Hohlräume) und exkretbeladene Wanderzellen sind besonders in späteren Entwicklungsstadien oft nachzuweisen (vgl. etwa Portmann 1930, Fioroni 1966 und Abb. 18). Die bereits von Bobretzky beachteten und von Portmann (1955) detailliert geschilderten ectoblastischen, cilienbesetzten Hautvakuolenzellen („Cellules caduques") enthalten zahlreiche mit Vitalfarbstoffen tingierbare Vakuolen und bedecken grosse Teile des Cephalopodiums (Abb. 3b und d, 7 ff). Wie bei anderen Arten mit intrakapsulärer Entwicklung sind bei *Fusus* diese für den embryonalen Stoffwechsel sicher essentiellen, aber bezüglich ihrer genauen Funktion (Osmoregulation, Exkretion ?) noch rätselhaften Zellen (vgl. Fioroni 1966) sehr reich ausgebildet. Infolge der nicht sicher nachgewiesenen exkretorischen Funktion ziehen wir den neutralen Ausdruck „Hautvakuolenzellen" der von Franc (1943) eingeführten Bezeichnung der „sekundären larvalen Nephrocyten" vor.

III. Fress-Stadium der frühen Eiklar-Aufnahme

Die erste Aufnahme extraembryonaler Nährstoffe erfolgt noch im prætorsionalen Stadium (Abb. 8). Durch den Ausbau des Cephalopodiums ist eine Kopfblase gebildet worden. Das sich in der Folge leistenartig vom Kopf abhebende Velum gestattet dem Keim rotierende Bewegungen, wobei auch die kleineren Cilien von Kopfblase und Fuss beteiligt zu sein scheinen. Der caudale Abschnitt der Kopfblase ist im Gebiet des späteren Larvalherzens bereits kontraktil.

Bei einigen Keimen sind die vor den Cerebralganglien erscheinenden Augen vorhanden. Beide Hauptsinnesorgane (Auge, Statocyste) entstehen somit vor den ihnen zugeordneten Ganglien. Die Larvalnieren sind funktionnell und amoeboide Exkretzellen (vgl. auch Abb. 10) nachweisbar. Der Fuss hat bei älteren Fress-Stadien ein Operculum abgeschieden, und bei allen Embryonen rollt sich der Schalenapex unter Volution ein.

Gleichzeitig mit dem bereits geschilderten Ausbau des Cephalopodiums werden bei älteren Fress-Stadien die jetzt teilweise mit gelappten Kernen versehenen Macromeren durch die Vergrösserung des Darmlumens und der Eiklarzellen aus dem Schalenapex sukzessive immer mehr cephalwärts verlagert (Abb. 3d)

Das Eiklar wird mit Hilfe des Stomodaeums verschlungen. Die Verschlussapparatur des vordersten Oesophagteiles, wo sich inzwischen die ersten Mesoblastzellen angelagert haben, erleichtert die Schluckbewegungen (vgl. PORTMANN (1955) und Abb. 8). Sie besitzt hochzylindrische Cilienzellen, die basal ein sehr dichtes Plasma, apical oft vakuolöse Bildungen aufweisen. Die Cilien des hinteren Oesophag-Abschnittes fördern den weiteren Transport der aufgenommenen Kapselflüssigkeit ins Mitteldarmlumen.

Inzwischen ist im vergrösserten Mitteldarmepithel die schon vor der Nährstoffaufnahme angedeutete histologische Differenzierung der verschiedenen Darmteile deutlicher geworden. BOBRETZKY (1877), der auch die Eiklaraufnahme beobachtet hat, muss, wie seine Figuren bezeugen, diese frühe histologische Sonderung gesehen haben. Seine Zuordnung zu den einzelnen Darmzonen ist freilich unrichtig (vgl. pg 834), und interessanterweise ist ihm auch die Beziehung der Eiklarzellen zur Aufnahme der Kapselflüssigkeit entgangen. Nach ihm sollen sich diese mit den Dotterpyramiden der Krebse homologisierten polygonalen Zellen auf Kosten des in den Macromeren lokalisierten Nahrungsdotters vergrössern.

Es lassen sich drei Zonen unterscheiden (Abb. 8 ff). Das kleinzellige Entoderm lässt in der Folge den Magen aus sich hervorgehen. Die hochzylindrischen Zellen der späteren rechten Mitteldarmdrüse beginnen sich unter Bildung eines gegen das Darmlumen noch weit offenen unpaaren Sackes abzugliedern. Durch endomitotische, ohne einen plasmatischen Spindelapparat ablaufende Zellteilungen werden sie bald polynucleär, und osmiophile Sekretgrana sind nachzuweisen. Die vor der Eiklaraufnahme nicht von den übrigen Kernen zu unterscheidenden Nuclei (Durchmesser zwischen 5,5 bis 6,3 μ) beginnen anzuschwellen; die runden Formen erreichen einen Durchmesser von etwa 9 μ, die länglichen können in ihrer Längenausdehnung bis 19 μ betragen. Diese Kerngrösse wird bis in die Postembryonalzeit beibehalten.

Das Eiklar wird in die im Gebiet der späteren linken Mitteldarmdrüse gelegenen, stets univakuolären Eiklarzellen (Speicherzellen) eingelagert. Diese Zellen sind zwar bereits vor der Eiklar-Aufnahme durch ihre kleinen Vakuolen (eine pro Zelle) von den plasmatisch noch undifferenzierten übrigen Mittel-

darmzellen zu unterscheiden (Abb. 8); doch erreichen sie erst jetzt rasch ihre definitive Grösse (Abb. 9 ff). — Die Region der Speicherzellen reicht im Gegensatz zu später weit ins Cephalopodium hinein, zumal der später ganz von ihnen erfüllte Schalenapex noch von den Macromeren besetzt wird.

Man beachte den gleichzeitigen Ausbau der zwei funktionell und topographisch gesonderten Zelltypen, der polynucleären Sekretzellen (= Ferment-

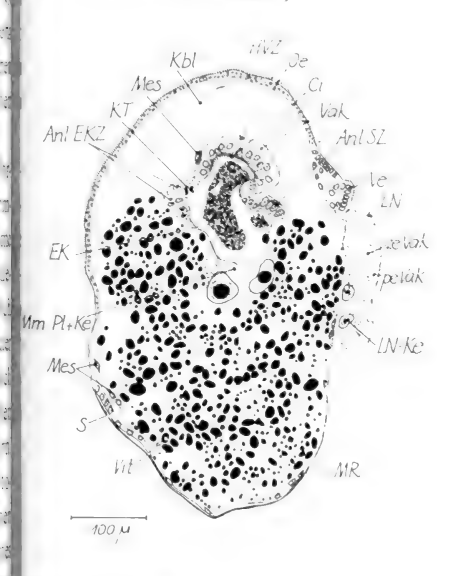


Abb. 8.
Fress-Stadium der allerersten Eiklaraufnahme mit deutlicher histologischer Sonderung der prospektiven Darmabschnitte (Parasagittalschnitt etwas seitlich vom Stomodaeum).

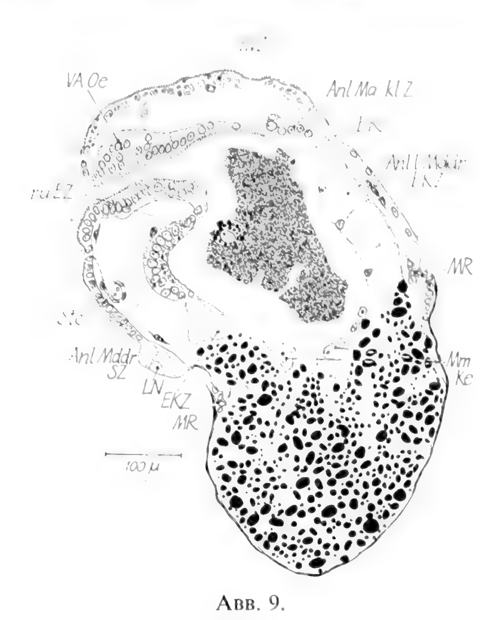


Abb. 9.
Fress-Stadium in Eiklaraufnahme mit beginnender topographischer Sonderung der einzelnen Darmabschnitte (Sagittalschnitt: die Enddarmanlage ist nicht getroffen).
— Man beachte die mit dem Eiklar mitverschluckte rudimentäre Eizelle (ru EZ).

zellen) der rechten und der vakuolösen Eiklar-Speicherzellen der linken Mitteldarmdrüse. Dagegen werden die resorbierenden Mitteldarm-Drüsenzellen erst in einem späteren Stadium angelegt werden (vgl. pg 853). Der von Anfang an retroflexiert liegende Enddarm ist noch ausserhalb der Schale und endigt blind (Abb. 3d, 7, 10, etc.).

IV. Veliger der späten Eiklar-Aufnahme

Das soeben charakterisierte Fresstadium zeichnet sich durch eine beträchtliche, durch die forcierte Eiklar-Aufnahme bedingte Retardierung von Organsystemen — vor allem des Nervensystemes und des Vorderdarmes (Radulatasche, Buccalapparatur) — aus. Analoge, teilweise noch verstärkte Retardierungen

kommen auch den Nähreier verschlingenden Prosobranchiern zu (vgl. Fioron[i] 1966), während dagegen bei allen Pulmonaten sich die Radulatasche schon seh[r] früh konstituiert (vgl. Portmann 1955). Bei Limaciden etwa (*Deroceras*) wir[d] infolge der Verlagerung des sehr umfangreichen Nährsackes an die Körperperipherie die Weiterentwicklung der übrigen Organe nicht gehindert (vgl. Weiss un[d] pg 870).

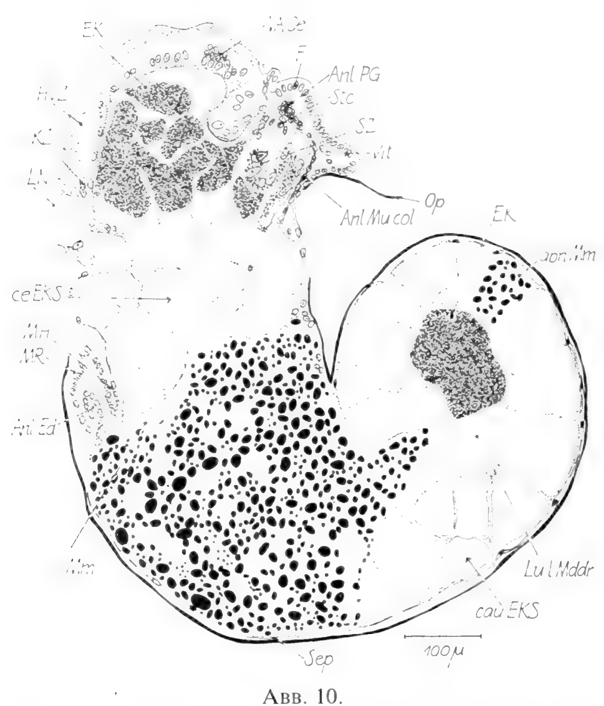


Abb. 10.

Veliger in der Phase intensiver Eiklaraufnahme mit cephalem (ce EKS) und caudalem Abschnitt (cau EKS) des Eiklar-Sackes (leicht seitlicher Sagittalschnitt: vgl. Abb. 3*d*. Die Anlage der Cerebralganglien und die Mundöffnung sind nicht getroffen). — Im Eiklarzellen-Epithel der linken Mitteldarmdrüse ist als Abnormalität ein Macromerenanteil (abn Mm) eingeschlossen (vgl. Text).

Der Embryo erreicht nun die veligertypische Gestalt, indem das mit einem Septum ausgestattete Velum sich beträchtlich vergrössert und der Fuss stärker abgesetzt wird (Abb. 10). Die mit Linse und Pigment ausgestatteten Augen liegen zwischen den Velarlappen an der Basis der in Auswachsung begriffenen Tentakel. Ein schon von Bobretzky (1877) erwähntes Larvalherz (Abb. 3d, 4a) ist deutlich vom Cephalopodium abgegliedert; es liegt wie der bei älteren Veligern durchgebrochene Enddarm noch weit ausserhalb der durch einen cilienbesetzten Rand ausgezeichneten Mantelhöhle. Die volutierte, die erste Windung ausbauende Schale wird im Mündungsgebiet mit den ersten Profilierungen versehen (Abb. 3d).

Unter intensiven Kernteilungen setzt bei älteren Stadien mit abnehmender Eiklaraufnahme der Ausbau des bisher retardierten Cephalopodiums ein. Aus ectoblastischen Verdickungen gliedern sich die Ganglien ab (Cerebral-, Pedal- und Pleuralganglien und bald auch die weiteren Nervenzentren (Abb. 10 ff)). In der Mantelhöhle tritt zum umfangreichen Osphradialganglion die Anlage der

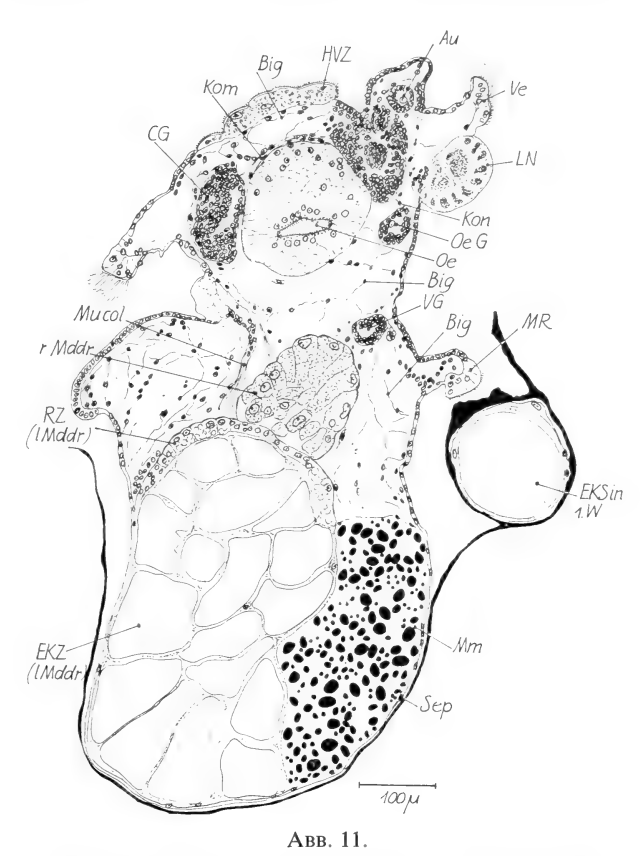


ABB. 11.

Veliger im Übergang zur Metamorphose (Frontalschnitt). Das Bindegewebe ist stark ausgebaut und die Ganglien haben beträchtliche Dimensionen erreicht.

Hypobranchialdrüse hinzu. In Fuss- und Kopfblase erfolgt eine beträchtliche Vermehrung der Mesoblastzellen, welche in Form einer Zellreihe auch die erste Anlage des Musculus columellaris aufbauen (Abb. 10 und 11).

Der sich vergrössernde Eiklarsack dringt von ventral her in den Schalenapex ein und drängt dadurch die zudem auf die rechte Körperseite verschobenen, dorsal liegenden Macromeren — wie bereits erwähnt wurde — nach cephal. Der ins Cephalopodium hineinreichende vordere Abschnitt der Eiklarzellen ist aber

noch da (Abb. 10). Die Grössenzunahme des Nährsackes ist sowohl auf die Vermehrung der Zellzahl als auf die starke Vergrösserung der Eiklarvakuolen zurückzuführen. Während deren Höhe im Stadium der frühen Aufnahme der Nährflüssigkeit (Abb. 9) etwas über 50 μ beträgt, werden jetzt (vgl. Abb. 10) bis gegen 130 μ betragende Werte erreicht. Entsprechend dem Zellumfang sind auch die im schmalen Plasmabereich zwischen den Vakuolen flachgepressten Kerne von beträchtlicher Grösse (bis 6 μ breit und 22 μ lang).

Die Macromeren sind durch Kerndurchschnürung teilweise vielkernig geworden (vgl. Abb. 22) und haben durch die dem Darmlumen zugekehrte Plasmamasse Dotterplättchen ins Mitteldarmlumen abgegeben (vgl. Abb. 13). — Wie schon Bobretzky (1877) beobachtet hat, lässt sich durch minimalen Druck auf den Embryo künstlich eine Dotterabgabe ins Darmlumen provozieren. Schnittstudien können freilich leicht zu Missinterpretationen führen, indem häufig Dotter auch künstlich durch den Schneideprozess aus den Macromeren gerissen werden kann.

Gelegentlich lässt sich eine für den übrigen Entwicklungsablauf freilich bedeutungslose Missbildung feststellen, indem ein isolierter und von Eiklarzellen umgebener Macromerenanteil in den Schalenapex gelangen kann (Abb. 10). — Bei *Trophon* konnte übrigens Fioroni (1966) als Norm zusätzlich zu der einen, im Gebiet des Enddarmabganges lokalisierten, noch eine besondere, in das Epithel des linken Leberlappens eingebaute Macromere beschreiben.

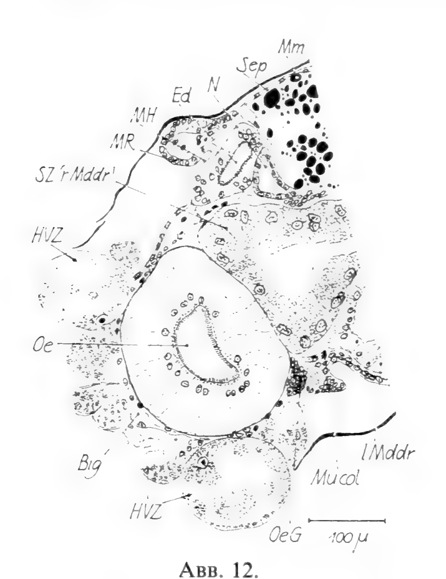


Abb. 12.

Veliger in früher Metamorphose (Frontalschnitt). Die fast die Grösse der Larvalnieren erreichenden Hautvakuolenzellen beginnen sich abzulösen.

Die eben erwähnten Kernaufteilungen sind wahrscheinlich als degenerativ zu betrachten, zumal die oft gelappten Tochterkerne ungleich gross sind und Chromatinballungen zeigen. — Bei *Fulgur* (mit einem Eidurchmesser von 1700 μ) dagegen könnten die dort regelmässig erfolgenden weiteren Teilungen der Macromerenkerne im Sinne der Herstellung eines Gleichgewichtes in der Kernplasmarelation gedeutet werden (vgl. Conklin 1907).

Im Darmlumen finden sich noch beträchtliche extrazellulär liegende Eiklarmassen. Die rechte, einheitlich aus polynucleären Sekretzelllen sich zusammensetzende Mitteldarmdrüse ist sackartig vom Mitteldarmlumen abgegliedert (Abb. 11 und 12).

Bei älteren Veligern differenziert sich als Anlage der Radulatasche (Abb. 17) auf der Höhe des œsophagealen Verschlussapparates ein kleinzelliges ventrales Epithel. Ihre erste histologische Differenzierung wird somit durch die noch immer erfolgende Eiklar-Aufnahme nicht gehemmt, was übrigens auch für manche Nähreierformen gilt (vgl. PORTMANN-SANDMEIER 1965 und FIORONI 1965a). Analog wie beim Mitteldarm praezediert auch hier die histologische Sonderung die durch die spätere Ausbuchtung zu charakterisierende topographische Abgliederung der Radulatasche.

V. SPÄTERE ENTWICKLUNGSSTADIEN DER FLIESSENDEN METAMORPHOSE

Die vorher weiss opake, kompakte Kapselflüssigkeit ist nach der Aufnahme der extraembryonalen Nährstoffe durchsichtig und dünnflüssig geworden. Die Embryonen, welche wie bei anderen Prosobranchiern mit intrakapsulärer Entwicklung längere Zeit vor der Nährstoffaufnahme ihr Chorion verloren haben, schwimmen bzw. kriechen bei vorgerückter Entwicklung frei im Kapselraum umher. Bei embryoarmen Kapseln wird oft nicht alle Kapselflüssigkeit aufgezehrt, was übrigens in analoger Weise für die Nähreier bei den Nähreierformen unter den Vorderkiemern gilt.

Durch die bei *Fusus* auf differentiellem Wachstum der einzelnen Organkomplexe beruhende Torsion werden Cephalopodium und Palliovisceralkomplex gegeneinander verschoben; auf Schnittbildern (vgl. Abb. 13 bis 16) lässt sich damit keine generelle Schnittrichtung herleiten, und diese müsste jeweils für jeden Embryoteil gesondert definiert werden.

Das Fehlen einer klar abgegrenzten raschen Metamorphose, wie sie für etliche pelagische Prosobranchierentwicklungen typisch ist (vgl. FIORONI 1966), macht eine klare Aufteilung in einzelne Stadien schwer.

Jede Metamorphose lässt sich durch den Abbau larvaler, den Neuaufbau adulter und das Weiterbestehen larvoadulter Organe charakterisieren (vgl. GEIGY-PORTMANN 1941). Diese Prozesse beanspruchen bei *Fusus* — wie bei manchen anderen intrakapsulären Vorderkiemer-Ontogenesen — einen langen Zeitraum. Der Neuaufbau adulter Organe nimmt durch das Auftreten von Mantelhöhle (mit Osphradialganglion und Hypobranchialdrüse), der Anlage der Radulatasche sowie durch den Ausbau der Ganglien und Sinnesorgane schon während der späten Eiklar-Aufnahme ihren Anfang. Andererseits erstreckt sich der Abbau der larvalen Darmteile (Eiweissack und Macromeren) weit in die Postembryonalzeit hinein. Immerhin fallen zahlreiche, der Metamorphose-Definition entsprechende Prozesse in die Periode zwischen beendeter Eiweissaufnahme und Schlüpfen, so die Bildung einer Rüsseltasche mit komplizierter Buccalapparatur, einer grossen Mantelhöhle mit Kieme, das Auftreten der definitiven Niere und des definitiven Herzens, sowie der Abbau aller ausserhalb des Darmtraktes liegender

Larvalorgane. Somit lässt sich mit einigem Recht die spätere Intrakapsulärperiode als Metamorphosezeit charakterisieren und etwas arbiträr in zwei Perioden gliedern:

1. *Frühe Periode*

Diese durch die noch erhaltenen Larvalorgane charakterisierte Phase ist auch durch den Ausbau der adulten Organe gekennzeichnet.

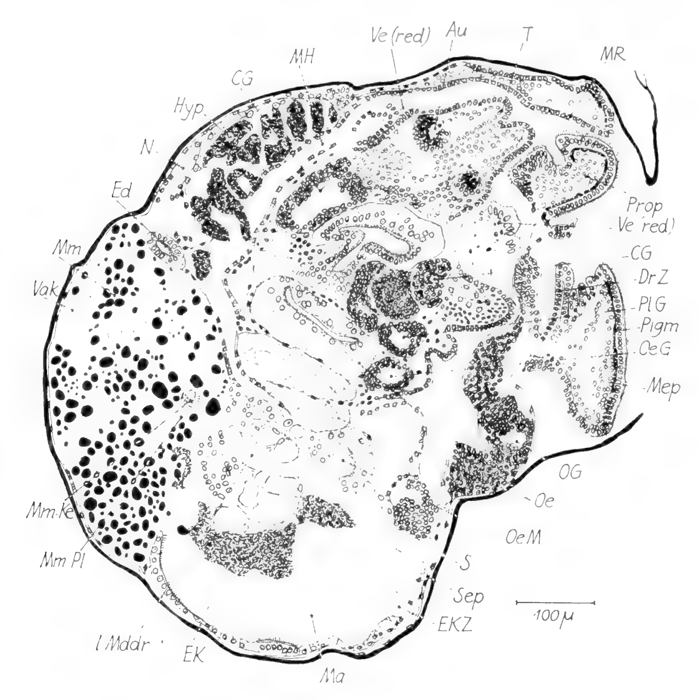


ABB. 13.

Embryo in Metamorphose. Der Frontalschnitt durch die Kopfregion eines in die Mantelhöhle retrahierten Embryos demonstriert die unterschiedlichen Schnittrichtungen durch die infolge der Torsion gegeneinander verlagerten Körperteile. Vom Darmtrakt ist nur der Magen mit der Einmündungsstelle des Oesophages (Oe-M) gut getroffen. Man beachte den Ausbau des zellenreichen Cephalopodiums, den gewunden verlaufenden Oesophag, sowie die Hypobranchialdrüse und das umfangreiche Osphradialganglion.

Der anfänglich noch weite Teile der Kopfblase einnehmende Oesophag (vgl. etwa Abb. 10 ff) bildet gleichzeitig mit dem Auswachsen des Radulasackes die transitorische Verschlussapparatur zurück. Die Ausstülpung wird später mehrschichtig (Abb. 18 und 19) und scheidet die Radula ab (Abb. 20). Es treten die Oesophageal- und Buccalganglien auf, und die im Schlüpfmoment schon weit ausgebildete Rüsselapparatur (Abb. 14, 20, 21) wird aufgebaut. — Auf die detail-

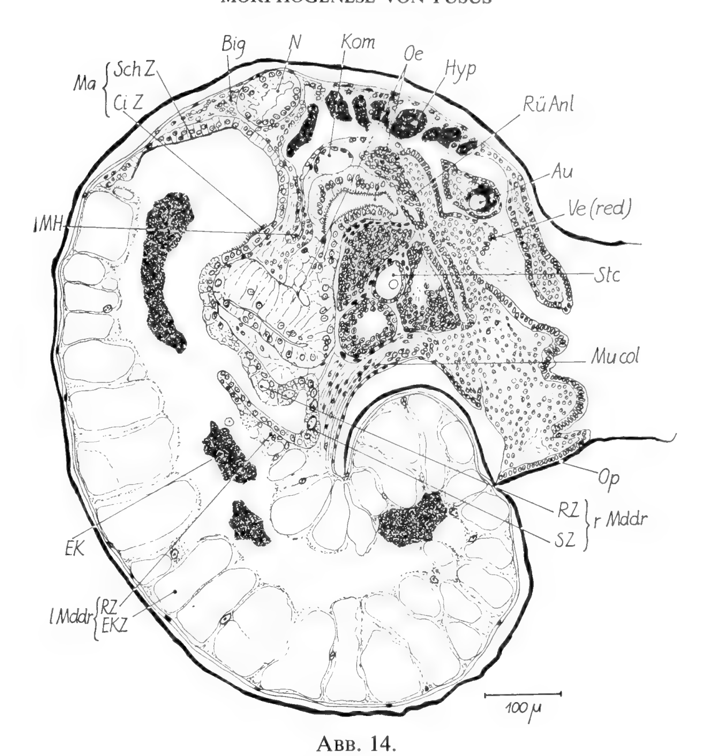


ABB. 14.

Embryo in Metamorphose. Der Frontalschnitt durch die linke Mitteldarmdrüse zeigt die verschiedenen Zelltypen des Magens und der zwei Lebersäcke.

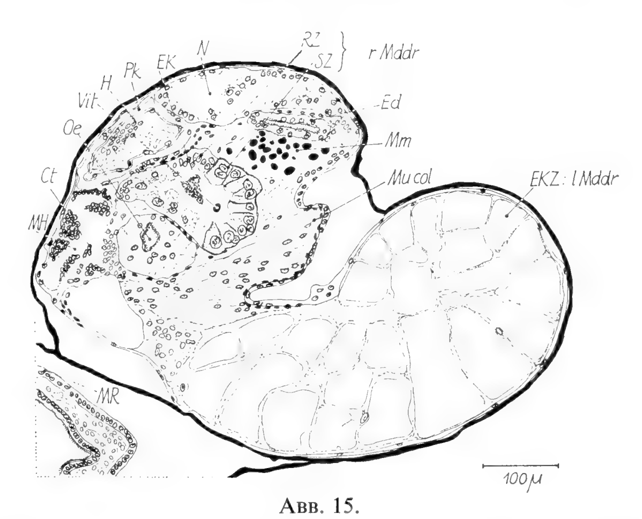


ABB. 15.

Embryo in Metamorphose. Der Schnitt trifft die definitiven Organe (Herz, Niere) und die Ctenidienanlage frontal. Der Schalenapex wird ganz vom Eiklarsack der linken Mitteldarmdrüse eingenommen. — Das Cephalopodium ist nicht dargestellt.

lierte Ontogenese des pleurembolischen Rüssels wird in einer kommenden vergleichend der Entwicklung der Buccalregion der verschiedenen Prosobranchier-Entwicklungstypen gewidmeten Studie eingegangen werden.

Auch die übrigen Ganglien im von zahlreichen Mesoblastfibrillen durchzogenen Cephalopodium werden vergrössert (vgl. z.B. die Abb. 10, 14 und 16). Die Hautvakuolenzellen, die inzwischen auch am Fussende nachzuweisen sind, beginnen sich vor ihrer Ablösung rautenförmig zu erheben (Abb. 12). Das bisher nur als schwache Faltung angedeutete Propodium wächst in cephaler Richtung aus und bildet gemeinsam mit dem Metapodium eine die Fortbewegung ermöglichende Kriechsohle (Abb. 4,5 und 16).

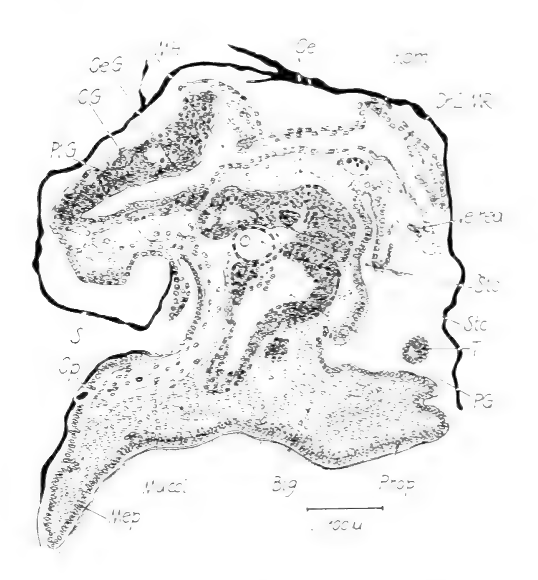


ABB. 16.

Embryo in Metamorphose. Der Sagittalschnitt durchs Cephalopodium illustriert das in rostraler Richtung stark auswachsende Propodium (vgl. Abb. 5) und die im Vergleich mit dem Adultzustand sehr umfangreichen Ganglien (vgl. Text).

Der kräftige *Musculus columellaris* erlaubt den Rückzug des Embryos in die Schale. Dieser in der späteren Embryonalperiode durchgehend von allen Keimen eingenommene Zustand scheint zur Normogenese essentiell. Solche „Schalenperioden" konnten von uns auch an anderen Prosobranchiern beobachtet werden. Auch MEYER (1955) unterteilt die Entwicklung der Basommatophore *Ovatella myosotis* in periodisch miteinander abwechselnde Bildungs- (mit retrahierter Schnecke) und Bewegungsphasen (mit rotierendem Keim).

In der sukzessive sich vergrössernden, anfänglich noch das Larvalherz bergenden Mantelhöhle wächst die Ctenidienanlage gemeinsam mit der Hypobranchialdrüse rasch aus. Das Osphradialganglion (Abb. 16) ist riesig. Die fortdauernde Torsion der Eingeweide verläuft parallel mit dem Auswachsen der Schale, welche jetzt Längs- und Querprofilierungen besitzt. Der Enddarm umgreift dadurch von links her die Macromeren (Abb. 4a und 24) und mündet auf der

rechten Seite am Mantelrand aus. Die Verdauungsorgane mit Einschluss der Macromeren nehmen den Raum der letzten Schalenwindung ein (Abb. 4 und 5).

Bei älteren Metamorphosestadien sind das definitive Herz und die definitive Niere vorhanden, welche anfänglich noch gemeinsam mit den entsprechenden Larvalorganen funktionieren (Abb. 4a). Der Nierengang ist zu einem Konkrementsack (Abb. 4b, 24) verdickt. Im Gegensatz zu *Ocinebra* (vgl. FIORONI 1966 (Abb. 70)) besteht der Sack nur aus einer Verdickung des Nierenganges und bildet keine besondere ,zu diesem parallel verlaufende Ausstülpung aus.

Der eben geschilderte Ausbau der adulten Organe läuft mit dem Erscheinen der eiklarresorbierenden Zellen der Mitteldarmdrüse parallel. Im magenwärts gerichteten Teil des linken, apical völlig von den Speicherzellen des Eiklarsackes ausgefüllten Leberschlauches differenzieren sich Resorptionszellen; sie nehmen unter Vakuolenbildung das aus den Eiklarzellen ins Lumen abgegebene Eiklar und in analoger Weise aus den Macromeren stammende Dotterplättchen auf. Bei älteren Stadien können pro Zelle mehrere grosse und viele kleine Vakuolen gefunden werden (Abb. 14, 15 und 24 ff). Durch die histologische Behandlung sind bei *Fusus* entgegen den besonders Dottersubstanzen resorbierenden Leberzellen anderer Prosobranchier (vgl. FIORONI 1966) die Vakuoleninhalte meist ausgewaschen.

Die Abgabe von Macromerendotter durch das mit dem Enddarmlumen in Verbindung stehende basale Macromerenplasma bleibt in dieser Periode noch bescheiden. Bei einzelnen Embryonen schwinden die Zellgrenzen der Macromeren, und die Chromatinaufteilung sowie die Bildung von Kernbläschen weisen auf eine bevorstehende Kerndegeneration (vgl. Abb. 22) hin.

2. *Späte Periode*

Die weitere Perfektionierung der Adultorgane wird simultan von einem Abbau der Larvalorgane begleitet.

Die weiter ausgewachsene, mit einer abgesetzten ersten Windung versehene Schale reicht über den Mantelrand hinaus. Ein Sipho (Abb. 4b und 5) als laterale Ausstülpung des Mantelrandes und der entsprechende Schalenteil sind gebildet.

Im Mantelrandgebiet sind Zuwachsstreifen und die Schalenmusterung bildende Pigmente aufgetreten; durch intensive Kalkeinlagerung wird die Schale undurchsichtig.

Das Cephalopodium wird vor allem von den sehr grossen Ganglien und dem gewundenen Oesophag ausgefüllt, welcher zusammen mit dem Columellarmuskel auch das schmale Verbindungsstück zwischen Kopffuss und Eingeweidesack durchquert. Der Fuss ist mit dunklem Pigment (Abb. 13) und einem randständigen Iridocytensaum (Guanophorensaum) versehen; die Drüsenzellen der Pedaldrüse und des Integumentes sind vorhanden.

Es sind dies die sukzessive einschrumpfenden Kopfblase und Larvalherz, die Larvalnieren, sowie die vor dem von innen her sich abbauenden (nicht abgeworfenen !) Velum (Abb. 4b, 13, 14 und 16) sich schon lösenden Hautvakuolenzellen.

Der Darmtrakt (vgl. die Abb. 13 bis 15 und 24 ff) ist zu weiteren Differenzierungen gelangt, die beim Abbau der ins Mitteldarmlumen gelangenden Nährstoffe (Eiklar und Macromerendotter) mithelfen. Der beim Abgang aus dem Mitteldarm blasig aufgetriebene Enddarm ist mit dicken Cilien besetzt, welche analog wie bei den Nähreierfressern eine Rolle bei der Zerkleinerung von Dotterplättchen spielen dürften. Das jeweils an den Umschlagrändern cilienbesetzte Mitteldarmepithel geht in den beiden magenwärts gelegenen Leberabschnitten übereinstimmend in die schon skizzierten vakuolenreichen Resorptionszellen über (vgl. pg 853). Diese haben im rechten Sack die polynucleären, auffallend grosskernigen Sekretzellen, die sich zwar vereinzelt auch zwischen ihnen eingestreut finden, in eine kleine apicale Zone zusammengedrängt (Abb. 15, 24 und 25) und sich teilweise unter Bildung einer Einbuchtung sackartig von den Eiklarzellen des linken Mitteldarmdrüsen-Abschnittes abgehoben.

Die schon erwähnten (Abb. 22) Degenerationserscheinungen der Macromeren (Kernaufteilungen, Chromatinballung, etc.) dauern an und die ein grossvakuoliges Plasma hinterlassende Abgabe von Dotterplättchen setzt sich fort.

VI. Zum Schlüpfzustand

Eine genaue Festlegung des Schlüpfmomentes ist schwer, da die Jungtiere nach der durch Fermenteinwirkung erfolgten Auflösung der praeformierten Schlüpföffnung oft noch mehrere Tage in der Kapsel bleiben. Das gleiche Phänomen lässt sich auch bei anderen Prosobranchiern beobachten.

Die Jungtiere zeigen individuelle Grössenunterschiede; die Grösse ist daneben auch von der Embryozahl pro Kapsel abhängig. So variiert die Schalenlänge zwischen 1115 und 1625 μ; sie beträgt aber meist 1250 bis 1500 μ (Abb. 23). Wie Abb. 5 zeigt, bestehen dabei auch individuelle Varianten im Ausmass der Schalenwindung.

Im Vergleich mit Nähreierformen, wo die positive bzw. negative Abweichung vom arithmetischen Mittel der Schalenlänge bis gegen 50% erreichen kann (vgl. Tabelle XLIV in Fioroni (1966)), ist die Schwankung bei *Fusus* mit —18 bzw. +19% gering und liegt damit im Rahmen der anderen nähreierlosen, teilweise sogar eiweissarmen Prosobranchierentwicklungen.

Aus diesen Zahlen geht hervor, dass unter den nährstoffreichen Prosobranchierontogenesen nur die Nähreierformen sehr beträchtliche individuelle Grössenvarianten erreichen, während die vergleichsweise gleich reich durch Nährstoffe versorgten *Fusus*embryonen einander ähnlicher sind. Eine entspre-

chende Prüfung der Grössenunterschiede bei frisch geschlüpften Pulmonaten-Jungtieren ist geplant. Die relativ einfach auszuführende Aufnahme von Nährflüssigkeit durch das Stomodæum gestattet allen Keimen einer Kapsel eine übereinstimmende Ernährung; die teilweise mit vielen Komplikationen verbundene Nähreieraufnahme (Verschlingen der umfangreichen Nähreier, Drehen der Nähreier mit dem Velum und dadurch sich ablösende Dotterplättchen, etc.; vgl. Fioroni 1966) wird dagegen von den einzelnen Embryonen verschieden gut gelöst. Bei Nähreierformen finden sich zudem öfters retardierte oder missgebildete

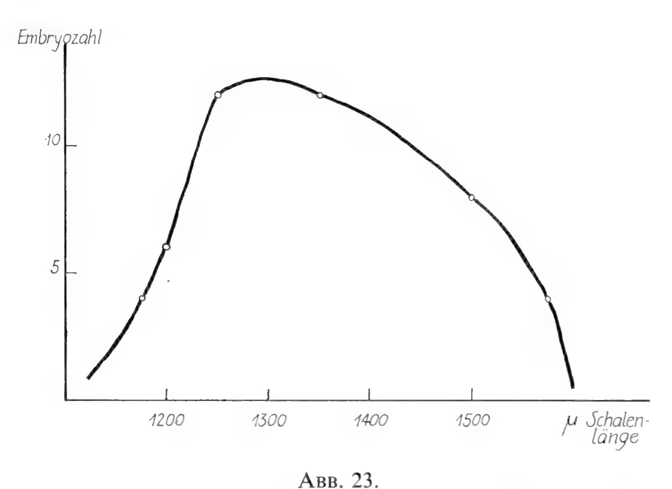


Abb. 23.
Variationsbreite der Schalenlänge bei frischgeschlüpften Jungtieren.

Embryonen, die teilweise von ihren weiter entwickelten Geschwistern aufgefressen werden. Bei *Fusus* werden in der Regel alle Insassen einer Kapsel zu identischen Jungtieren.

Der Bau des Schlüpfzustandes (vgl. Abb. 5) wurde schon durch die für die zweite Periode der Metamorphose geschilderten Veränderungen charakterisiert. Sämtliche äusseren larvalen Bildungen sind abgebaut und alle adulten Organe mit Ausnahme der noch unentwickelten Gonade gut ausdifferenziert. Das Grössenwachstum der Ganglien ist im Vergleich zu später stark positiv allometrisch (vgl. pg 854). Die gemusterte Schale ist reich profiliert, mit gezähnelten Längs- und Querleisten versehen und ausser der ersten, die Eiklarzellen bergenden Windung undurchsichtig geworden.

Die Differenzierung des Darmtraktes zeigt die schon angedeutete Diskrepanz; der Vorderdarm mit seiner komplizierten Rüsselbildung ist weit entwickelt; dagegen ist die definitive Ausgestaltung der entodermalen Darmteile infolge der beträchtlichen Nährstoffreserven (Eiklar, Macromerendotter) noch retardiert.

— Der sich bis in die Postembryonalzeit erstreckende Abbau des Macromerenprotolecithes wurde übrigens bereits von Bobretzky (1877) signalisiert.

Durch Faltenbildung in der Mitteldarmdrüse wird die aufnehmende Oberfläche der Resorptionszellen erhöht; diese erscheinen dadurch auf Schnitten oft in mehrschichtiger Anordnung. Zwischen den hohen Resorptionszellen finden sich oft in Zellsträngen angeordnete kleine undifferenzierte Zellen (vgl. pg. 861). Die polynucleären Sekretzellen im Apex des rechten Leberlappens und die von einer zusammenhängenden Schleimschicht überzogenen Mitteldarmzellen (=Magenzellen) weisen auf intensive Sekretion hin. Die Magenwand zeigt die ersten Faltungen. Durch Dotterabgabe sind die oft syncytialen Macromerenplasmen sehr vakuolenreich geworden (vgl. u.a. Abb. 22).

Die einzelnen Organe werden durch dickfaserige, maschenartige, in der Postembryonalzeit noch weiter ausgebaute Bindegewebszellen zusammengehalten (vgl. Abb. 24 und 27).

VII. Zur Postembryonalentwicklung

Die Metamorphose setzt sich infolge des weiteren Abbaues der embryonalen Nährstoffe in die Postembryonalperiode fort. Wegen äusseren Umständen konnten wir bisher die Jungschnecken nur bis zu einem Alter von drei Wochen beobachten. Da geplant ist, später die Entwicklung bis zum völligen Verschwinden der Eiklarzellen zu beobachten, geben wir hier nur die wichtigsten, bisher am Darmtrakt beobachteten Tatsachen und versparen die ausführliche Schilderung (u.a. die Ausdifferenzierung der Genitalorgane) auf später.

Der pigmentierte Enddarm und besonders der Magen bilden — intensiv nach dem 8. postembryonalen Tag — weitere Falten aus (Abb. 24). Die auch nach dem Schlüpfmoment durch ihre Plasmazone weit gegen das Darmlumen zu geöffneten Macromeren (teilweise mit sehr lange erhaltenem grossem Nucleolus im Kern) schrumpfen nach Verlust sämtlicher Dotterplättchen ein (Abb. 27). Das Verschwinden der Macromeren ist individuell verschieden; wir fanden etwa schon am 4. Tag eine Jungschnecke ohne Protolecith. Nach dem 20. postembryonalen Tag sind beim grössten Teil der Tiere die Macromeren resorbiert. Das Schicksal der mit Hæmalaun intensiv angefärbten Macromerenkerne ist noch nicht eindeutig bewiesen. Es scheinen verschiedene Varianten vorzukommen; neben den schon mehrfach erwähnten Degenerationserscheinungen (Abb. 22) konnte in einem Fall die Abgabe eines Kernes ins Enddarmlumen (Abb. 26) sichergestellt werden.

Der Protolecith wird vor den Eiklarreserven aufgebraucht. Teilweise mit basal liegenden Riesenkernen versehene Eiklarzellen sind nach drei Wochen noch bei allen Exemplaren nachzuweisen, wenn auch durchgehend auf den Apex des linken Lebersackes beschränkt. Die Eiklarzellen werden durch das auf allen

Seiten sich entgegenwachsende Vakuolenepithel der vergrösserten, nun hochzylindrischen Resorptionszellen sukzessive abgelöst.

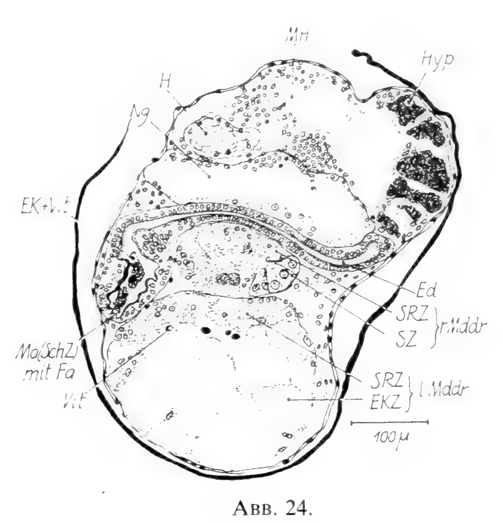


ABB. 24.
Jungtier am 8. postembryonalen Tag: Frontalschnitt durch den Palliovisceralkomplex.

Für *Fusus* ist eine klar in Resorptions- bzw. Speicherzellen gegliederte Grenze typisch. — Bei stylommatophoren Pulmonaten dagegen konnte WEISS sowohl im Nährsack als in den beiden Säcken der Mitteldarmdrüse eine Uebergangszone mit intermediären Zelltypen nachweisen und damit eine Transformation der

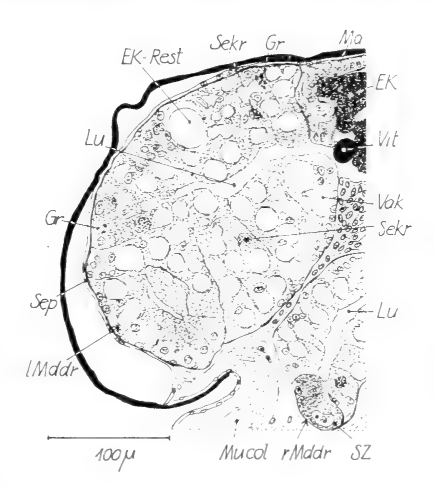


ABB. 25.
Mitteldarmdrüse eines 16tägigen Jungtieres (Sagittalschnitt) mit ausdifferenzierten Sekretionsresorptionszellen und polynucleären Sekretzellen (= Fermentzellen) in der rechten Mitteldarmdrüse. — Man beachte die von Sekretionsresorptionszellen umschlossene „Eiklar-Restzelle" (EK-Rest) (vgl. Text).

Eiklarzellen in die Sekretionsresorptionszellen herleiten. — Bei *Fusus* sind die Verhältnisse nicht gleich eindeutig, und eine sichere Schlussfolgerung wie bei

den Stylommatophoren darf noch nicht gezogen werden. Doch sprechen die ja statischen histologischen Befunde bei *Fusus* für eine Reduktion der Eiklarzellen auf Kosten der allseitig vorwachsenden Resorptionszellen. Zwar nimmt die Vakuolengrösse der Eiklarzellen teilweise ab, (vgl. Abb. 14 und vor allem 24), aber es fehlen sukzessive Übergangsstadien. Auch finden sich gelegentlich degenerierende Zellkerne von Speicherzellen, und bei den öfters im Lumen der Mitteldarmdrüsen gefundenen kompakten, der Vakuolengrösse der Eiklarzellen ent-

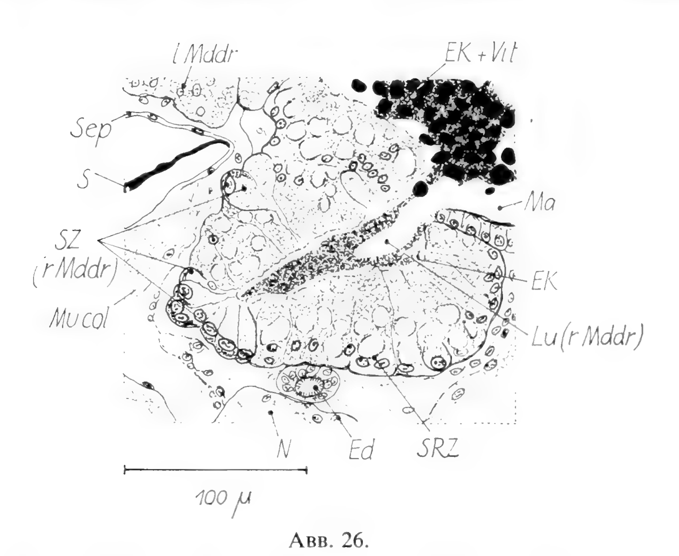


Abb. 26.

Rechte Mitteldarmdrüse eines 16tägigen Jungtieres (Sagittalschnitt) mit den apical liegenden polynucleären Sekretzellen.

sprechenden Massen extraembryonaler Nährstoffe (Abb. 27) scheint es sich lange nicht immer um durch den histologischen Schneideprozess künstlich verlagerte Bildungen zu handeln. Andererseits können Eiklarzellen auch vom apicalwärts vordringenden Resorptionsepithel umgeben werden und dann unter Vakuolendiminution noch längere Zeit persistieren (Abb. 25).

In beiden jetzt gewundenen Säcken der Mitteldarmdrüse sind die Resorptionszellen besonders differenziert. Der während der späten Embryonalzeit noch bescheidene Umfang der grossen Vakuolen (6 bis 10 μ) schwankt jetzt zwischen 12 und 24 μ; oft verschmelzen zwei oder sogar mehrere Vakuolen miteinander wobei freilich die Konturen der ursprünglich isolierten Hohlräume erkennbar bleiben (vgl. Abb. 24 ff). Ausser Plasmasträngen, den eben beschriebenen grossen basalen sowie kleineren Eiklarvakuolen und aufgenommenen Dottersubstanzen sind auch gröbere Granulationen (wahrscheinlich Abfallstoffe) und feingranulöse starke P.A.S. positive Sekretballen nachzuweisen (Abb. 25). Letztere weisen darauf hin, dass die « Resorptionszellen » im Gegensatz zur rein resorbierenden

Funktion während der Embryonalperiode auch sekretorisch tätig sein können; diese Auffassung einer doppelten Funktion wurde auch an Adultstadien erarbeitet (vgl. etwa ANKEL 1936 und OWEN 1966) und bei Pulmonaten (WEISS) bestätigt. Die bei Lungenschnecken eingeführte Bezeichnung der « Sekretionsresorptionszelle" lässt sich somit in der Postembryonalzeit auch auf *Fusus* anwenden.

Infolge der starken Verlängerung der Vakuolenzellen werden die weitgehend auf eine schmale apicale Partie der rechten Mitteldarmdrüse beschränkten Sekret-

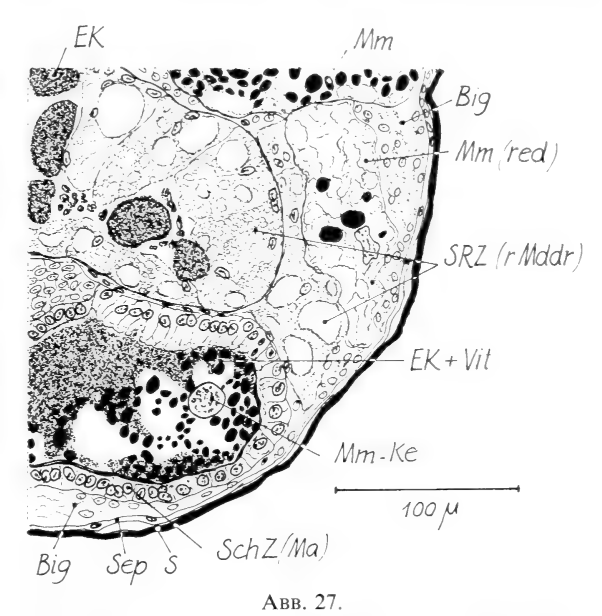


ABB. 27.
Darmregion eines 8tägigen Jungtieres (Frontalschnitt) mit einer degenerierten enddarmnahen und einer noch intakten Macromere. Im Magenlumen (in Nähe des Enddarmabganges) liegt ein Macromerenkern (vgl. Text).

zellen gleichfalls in die Länge gezogen; sie münden häufig durch einen schmalen Gang ins Leberlumen aus (Abb. 26). Unter den polynucleären Sekretzellen finden sich neben den für die spätere Embryogenese signifikanten vakuolösen Bautypen auch Zellen mit sehr dichtem, stets intensiv angefärbtem Plasma (Abb. 25). Da die ersten Fermentzellen zu Beginn ihres Auftretens ebenfalls ein sehr dichtes Plasma aufweisen (Abb. 8), in dem sich in der Folge Granulationen (Abb. 9 und 10) und noch später grössere Vakuolen nachweisen lassen (Abb. 11 ff), dürfte es sich dabei um eine frühe Funktionsphase einer wohl neuen Zellgeneration handeln. Von verschiedenen Autoren wird ja eine sukzessive Zellerneuerung des Mitteldarmdrüsen-Epithels befürwortet.

Eine genauere histochemische und auch elektronenoptische Prüfung des Baues der Mitteldarmdrüse ist geplant; die hier vermutete zusätzliche Sekret-

abgabe der Sekretionsresorptionszellen muss einwandfrei bewiesen werden. Gelegentlich — übrigens in analoger Weise zu den polynucleären Sekretzellen — lassen sich zerfallende Kerne nachweisen. Auch dies weist auf die eben propagierte beschränkte Lebensdauer der Leberzellen hin und mag auch die Bedeutung der schon erwähnten undifferenzierten Zellen im Sinne von Reservezellen erklären.

Auf Grund der noch erhaltenen Eiklarzellen darf geschlossen werden, dass deren endgültige Aufarbeitung noch mindestens eine Woche beansprucht; eine intensive Futteraufnahme von aussen (vgl. pg 836) wird trotz der schon früher vollendeten Mundapparaturen erst in diesem Zeitpunkt einsetzen.

E. DISKUSSION

I. Der Entwicklungstyp von Fusus

1. Charakterisierung

Die auf Tabelle III zusammengefasste Entwicklung ist die eines aus sehr dotterreichen Eiern hervorgehenden spezialisierten Eiklarfressers; die frühe Eiklaraufnahme führt dabei zu einer besonders das Nervensystem und das Cephalopodium (mit Vorderdarm) erfassenden Entwicklungsretardierung. Andererseits erfordern die durch die Nährstoffaufnahme intensivierten Stoffwechselvorgänge früh funktionsfähige Larvalnieren und Hautvakuolenzellen; dies gilt in analoger Weise für die mit einem retardierten Fresstadium ausgezeichneten Nähreierformen (vgl. Fioroni 1966). Die baldige Differenzierung der Verschlussapparatur des Oesophages lässt sich gleichfalls durch deren funktionelle Notwendigkeit erklären, während das frühe Auftreten von Schalendrüse und der Statocysten (als molluskentypische Organe) auch für nährstoffarme Ontogenesen typisch ist. Man vergleiche die gleichen Verhältnisse bei den sonst in Hinblick auf ihre Entwicklung weitgehend von den spiralig sich furchenden Mollusken geschiedenen Cephalopoden (vgl. etwa Fioroni 1966, 1967, Mangold-Fioroni): bei ihnen tritt selbst bei den später schalenlosen oder mit einer reduzierten Schale versehenen Octopoden und Sepioliden die Schalendrüse als erstes Organ auf.

Nach der Aufnahme der Nährflüssigkeit wird das gesamthaft retardierte Cephalopodium (Nervensystem, Sinnesorgane, Radula, Rüsselapparatur) ausgebaut. Im Verhältnis zu den späteren Grössenrelationen der Organe wird die Grösse der Ganglien im Schlüpfmoment stark positiv allometrisch, während der gesamte entodermale Darmtrakt infolge der noch beträchtlichen Nährstoffreserven in der ersten Postembryonalzeit weiterhin larvale Züge zeigt. Auch die Entwicklung der Gonade ist noch arretiert.

Das Schlüpfen im Kriechstadium ist — ähnlich wie bei anderen Prosobranchiern — nur dank der beträchtlichen embryonalen und extraembryonalen

Nährstoffe möglich. Zum umfangreichen Protolecith und den grossen Eiklarmengen können in Einzelfällen auch verschlungene retardierte Eizellen (=fakultative Adelphophagie; Abb. 9) treten. Wir sprachen im Vorhergehenden in zu generalisierendem Sinne immer nur von Dotter und Eiklar; es kommen noch weitere Substanzen vor. Beispielsweise lassen sich in den Macromeren vor dem Dotter abgebaute Fette nachweisen (vgl. Portmann 1955).

Bei der Nährstoffaufnahme lassen sich verschiedene Phasen unterscheiden (vgl. Tab. III), die sich mit den von uns (vgl. Fioroni 1966) für die Nähreierformen hergeleiteten Perioden decken. Es sei dabei an die Möglichkeit der bei *Limnaea stagnalis* elektronenoptisch nachgewiesenen frühembryonalen Aufnahme von perivitelliner Flüssigkeit durch die Furchungsstadien durch Pinocytose (vgl. Elbers-Bluemink 1960 und Bluemink 1967) erinnert. Eine entsprechende Ultrastrukturanalyse für *Fusus* ist geplant. — Bei beiden Ernährungstypen wird auch nach der frühen Protolecithaufnahme der weitere Dotterabbau gestoppt und der Dotter in besonderen Macromeren konzentriert. Diese erlauben die vordringliche Bewältigung der extraembryonalen Nährstoffe (Nähreier, bzw. Eiklar bei *Fusus*). Die Macromeren sind somit als autonome, spezifische Anpassungen an die zusätzlichen Nährstoffmengen zu taxieren. Die oft vertretene Deutung einer Vorstufe zum Dottersyncytium der Tintenfische ist nicht haltbar (vgl. Fioroni 1966 ff).

Die besonderen physiologischen Bedingungen des intrakapsulären Milieus erfordern, wie die sehr früh auftretenden Larvalnieren und Hautvakuolenzellen zeigen, spezielle Larvalorgane. Da daneben auch die meist schon von Bobretzky erkannten anderen, für viele Prosobranchier typischen transitorischen Organe (Kopfblase, Velum, Larvalherz, œsophagealer Verschlussapparat (nur für *Fusus* typisch)) angelegt werden, läuft — wie Portmann (1955) schon betont hat — auch bei intrakapsulärer Entwicklung eine Metamorphose ab. Der oft gebrauchte Ausdruck der direkten Entwicklung ist zu verwerfen. Dies gilt für alle Prosobranchier (vgl. Fioroni 1966 ff.); bei Nähreierformen kann entgegen *Fusus* sogar noch ein Funktionswechsel von Organen des freien Veligers hinzutreten.

2. *Vergleich mit anderen Prosobranchier-Entwicklungen*

In Anbetracht der ausführlichen zusammenfassenden Uebersichten zur Prosobranchier-Embryologie von Fioroni (1966 ff) ist dieses Kapitel sehr kurz gehalten; für Einzelheiten sei auf diese Arbeiten verwiesen.

Bei den sehr variantenreichen, känogenetisch zu deutenden Entwicklungsgängen der Vorderkiemer (vgl. pg 874) lassen sich verschiedene Evolutionstendenzen der Ontogenese nachweisen (vgl. Fioroni 1966 ff). Nährstoffarme, nur den eigenen Protolecith verarbeitende Keime machen eine rasche Embryonalentwicklung durch und schlüpfen als Præveliger („Trochophora“) oder Veliger. Als zusätzliche extra-

TABELLE III

Übersicht der embryonalen und der frühen Postembryonalentwicklung von Fusus

Entwicklungsabschnitt	Vorderdarm	Magen (Mitteldarm)	Mitteldarmdrüse		Enddarm	Macromeren	embryonale bzw. postembryonale Ernährung	larvale Organe	adulte Organe
			linke	rechte					
Blastogenese						fast allen Protolecith enthaltend; grosskernig	Dotter in den Macromeren gespeichert; intrazelluläre Resorption des bescheidenen Micromerendotters		
Praeveliger (bilateralsymmetrisch)	Oesophag mit transitorischem Verschlussapparat und Cilien	einheitliches Lumen mit beginnender histologischer Sonderung in die verschiedenen Zelltypen				bilden Mitteldarmdach und füllen das Embryoinnere aus; 4D-Kern mit besonderem Anfärbeverhalten	erste Eiklaraufnahme	Larvalnieren (mehrkernig), Hautvakuolenzellen, erste Anlage des Velums	Anlage des Fusses, Statocyste, Schalendrüse
Fressstadium		histologische Sonderung verstärkt: kleinzelliges Epithel	grosse Eiklarzellen (=Speicherzellen)	durch topographische Sonderung als Sack mit polynucleären Sekretzellen abgegliedert	blind endigend		frühe Eiklaraufnahme; Speicherung im Nährsack	Kopfblase, abgesetztes Velum (→Rotation des Embryos); erste Anlage des Larvalherzens	Augen, Operculum. — Nervensystem und Vorderdarm in ihrer Entwicklung retardiert; beginnende Volution der Schale; Torsionsbeginn
Veliger	durch histologische Sonderung entsteht erste Anlage der Radulatasche		Apex des Eiklarsackes in erster Schalenwindung	mit enger Öffnung		teilweise durch Kernfragmentation mehrkernig werdend	späte Eiklaraufnahme; vereinzelte Protolecithreste (u.a. in Oesophag- und Larvalnierenzellen)	Larvalherz deutlich; typische Veligergestalt	Tentakel, Mantelhöhle tief, erste Ganglien

Entwicklungsabschnitt	Vorderdarm	Magen (Mitteldarm)	Mitteldarmdrüse		Enddarm	Macromeren	embryonale bzw. postembryonale Ernährung	larvale Organe	adulte Organe
			linke	rechte					
Metamorphose (früh)	Verschlussapparat reduziert; Radulatasche topographisch gesondert; Bildung von Radula und Buccalapparatur		erste Resorptionszellen			teilweise Kerndegeneration; Verlust der Dotterplättchen einsetzend	Abbau von Eiklar- und Dotterreserven beginnt	sich ablösende Hautvakuolenzellen	Osphradialganglion, Anlage von Kieme und Hypobranchialdrüse; kräftiger Columellarmuskel erlaubt Rückzug des Embryos in Schale; Fuss wird zur Kriechsohle; Herz, Niere (Nierengang mit Konkrementsack)
Metamorphose (spät)	Oesophag gewunden		Resorptionszellen (mit kleinen Vakuolen); liegen mitteldarmwärts apikale Eiklarzellen	apikale polynucleäre Sekretzellen	blasiger Anfangsteil	Verlust der Dotterplättchen	Abbau von Eiklar und Dotterreserven; Resorption in Mitteldarmdrüse	Reduktion von Kopfblase, Larvalherz und Velum	sehr grosse Ganglien, Sipho, starke Schalenprofilierung
Kriechstadium (Schlüpfzustand)		mit Sekretabgabe der Schleimzellen	Abbau der Eiklarzellen undifferenzierte Zellen zwischen den Resorptionszellen; beide Säcke gewunden und mit Faltenbildung		pigmentiert	„	„		Gonade noch undifferenziert; Fuss und Schale pigmentiert
Postembryonale Periode	Radulatasche stark gewunden	mit Falten	Resorptionszellen (mit grossen Vakuolen) (= jetzt Sekretionsresorptionszellen) weite Teile der Säcke einnehmend apikal die sich rückbildenden Eiklarzellen	apikale polynucleäre Sekretzellen	faltig	sich rückbildend (unter Schrumpfung)	„ ↓ erste Aufnahme fremder Nahrung		Entwicklung der Genitalorgane

embryonale Nährstoffe können Nähreier, in der Entwicklung retardierte Embryonen oder Eiklar hinzutreten. Bei Prosobranchiern ist in der Regel das Vorkommen von zusätzlichen Nährstoffen mit dotterreichen Eiern kombiniert (vgl. pg 870).

Im Falle von Nähreiern können zwei voneinander unabhängige, zu gesteigerter Spezialisierung führende Evolutionslinien festgestellt werden, die einerseits den Bau der Nähreier, andererseits die Ausgestaltung der Embryonen umfassen. Unter den Eiklar aufnehmenden Formen (Tab. IV) schlüpfen die wenig Substanz aufnehmenden, meist auch dotterarmen Arten oft als Veliger, während der in der Regel mit einem grösseren Eidurchmesser gekoppelte Eiklarreichtum ein Schlüpfen als Veliconcha oder im Kriechstadium erlaubt.

Unter den bisher bekannt gewordenen Ontogenesen gehören *Pomatias*, eine im Zusammenhang mit dem Landleben zahlreiche Abweichungen zeigende Form, und der marine *Fusus* zu den spezialisiertesten Eiklarfressern. — Eine kommende Arbeit von MARCHE-MARCHAD wird mit *Cymba* einen weiteren Spezialisten vorstellen. Ihre in der zu einem Brutbeutel umgewandelten Pedaldrüse des ♀ heranreifenden Veliger nehmen sowohl riesige Eiklarmengen als auch Nähreier auf.

Entgegen den übrigen Arten, welche die verschluckte Nährflüssigkeit extrazellulär ins Darmlumen einlagern und von hier aus direkt durch die Resorptionszellen der Mitteldarmdrüse abbauen, besitzen *Fusus* und *Pomatias* besondere, an die Eiklar-Aufnahme gebundene Anpassungen. *Pomatias* steht durch ihre durch ectoblastische Zellen der cephalen Masse erfolgende Eiklaraufnahme (CREEK 1951) als von sämtlichen übrigen Gastropoden isolierter Typ da; eine genaue histochemische Prüfung des weiteren Schicksals des aufgenommenen Eiklars und dessen Beziehung zur Mitteldarmdrüse steht freilich noch aus. *Fusus* dagegen weist zahlreiche, mit den ja gleichfalls als abgeleitet zu taxierenden marinen Nähreierformen gemeinsame Merkmale auf, wie die dotterreichen Eier, die teilweise sehr früh erscheinenden Larvalorgane, die Dottermacromeren und die Ausbildung eines besonderen Fress-Stadiums mit starker Entwicklungsretardierung. In Bezug auf die Mehrphasigkeit der Genese der entodermalen Darmteile (vgl. pg 872 ff) geht *Fusus* durch die Bildung eines speziellen transitorischen Eiklarsackes über alle bisher bekannten Prosobranchierentwicklungen hinaus.

Der transitorische Verschlussapparat des *Fusus*-Oesophages stellt eine besondere Anpassung an die Aufnahme des mehr oder weniger flüssigen Eiklars dar. Eine vergleichbare, wenn auch nicht homologe Bildung findet sich bei den Embryonen der Pseudoskorpione, welche eine periodisch vom Weibchen aus dem Ovar in den Brutsack abgegebene Nährflüssigkeit aufnehmen (vgl. WEYGOLDT 1964 ff). Die dorsale, hier cilienlose, aber chitinbedeckte Oesophagwand bildet hochzylindrische Zellen der embryonalen Oberlippe aus; diese sind durch Muskelzellen mit der Epidermis verbunden und ermöglichen Pumpbewegungen. Die so mit Hilfe eines Pumporganes bewerkstelligte Nährstoffaufnahme führt vor allem bei Chelifer, wo der Pumpvorgang frühembryonal schon einsetzt, auch hier zu einer

starken Anschwellung des Embryokörpers. — Dieses ausgewählte isolierte Beispiel demonstriert die trotz stark differierenden morphologischen Grundlagen realisierte Ausbildung von funktionell vergleichbaren Strukturen bei systematisch weit getrennten Tierformen (vgl. auch Weygoldt 1966).

3. *Vergleich mit der Entwicklung der Pulmonaten*

Während nach unseren bisherigen Kenntnissen an Eiklar reiche Ontogenesen bei Opisthobranchiern fehlen und auch, wie demonstriert, bei den Prosobranchiern auf relativ wenige Spezialisten beschränkt sind, stellt dieser Entwicklungstyp bei Pulmonaten die Norm dar. Selbst der als Ausnahme unter den Lungenschnecken freischwimmende Veliger von *Amphibola crenata* geht aus eiklarreichen Totaleiern hervor (Farnie 1924). Der Eiklarreichtum gestattet den vorzüglich im Süsswasser und auf dem Land lebenden Pulmonaten fast immer ein Schlüpfen im Kriechstadium. Er ist mit einer im Vergleich mit den marinen Schnecken stark abgeänderten Ontogenese mit anderen transitorischen Organen verknüpft, welche aber ebenfalls immer zu einer Metamorphose führt.

Unser Vergleich zwischen *Fusus* und den Pulmonaten wird durch die Tatsache erschwert, dass namentlich in den Entwicklungsabläufen der Basommatophoren noch viele Fragen offen stehen. Wir stellen daher die Stylommatophoren in den Vordergrund; die Entwicklung des Mitteldarmes ist sœben topographisch und histologisch durch die Arbeit von Weiss, die auch eine Literaturübersicht über die übrigen Pulmonaten gibt, für die Limaciden und Arioniden einwandfrei geklärt worden.

Infolge der Eiklarreserven erreicht das Totalei der Pulmonaten meist Grössen über 500 μ; das Ei von *Helix pomatias* misst 6 mm im Durchmesser, und die Eier von *Helix waltoni* sollen gar die Grösse eines Sperlingseies erreichen. Die Grösse der Eizelle bleibt dagegen bescheiden (vgl. pg 870).

Die Aufnahme extraembryonaler Nährstoffe setzt früh ein; bei *Limnaea* nehmen schon die Blastomeren durch Pinocytose Eiklar auf, wobei auch die Ectoblastzellen beteiligt sind. Die intensive Aufnahme setzt früher als bei *Fusus* ab dem Gastrulastadium ein (Weiss); die meisten Entodermzellen bilden sich zu Vakuolenzellen um, und nur unter der Schalendrüse bleibt ein undifferenziertes kleinzelliges Entoderm übrig, das auf diese induzierend eingewirkt hat (vgl. Raven 1958 und Hess 1962). Die Eiklarzellen besitzen entgegen *Fusus* zusätzliche kleine Randvakuolen und den grossen Hohlraum, der mit 200 μ Durchmesser die Grösse der *Fusus*-Vakuolen fast ums Doppelte überschreitet. Dagegen bleibt die Zahl der Eiklarzellen, etwa 30 (*Deroceras*), hinter *Fusus* zurück.

Das kleinzellige Epithel lässt erst nach der Ausbildung der Eiklarzellen die Anlagen von Magen und den zwei Säcken der Mitteldarmdrüse aus sich hervor-

gehen, während sich bei *Fusus* die verschiedenen Mitteldarmanlagen schon in den Anfangsstadien der Nährstoffaufnahme nachweisen lassen. Der linke Lebersack tritt mit dem Nähr-Sack in Verbindung; er, sowie der bei Limaciden grössere rechte, immer autonome Sack bauen entgegen *Fusus* ebenfalls identische Eiklar-Vakuolenzellen auf, die durch undifferenzierte embryonale Zellbezirke voneinander getrennt sind.

Zum Verschlingen des Eiklars wird ein cilienbesetzter transitorischer dorsaler Längswulst ausgebildet; bei *Fusus* sind infolge des larvalen Verschlussapparates die Anpassungen des Vorderdarmes grösser.

Im Gegensatz zur zeitlich beschränkten frühen Eiklar-Aufnahme von *Fusus* dauert dieselbe bei den meisten Pulmonaten an, und die grösste Menge wird bei Stylommatophoren erst vor dem Schlüpfen im äusserlich adultähnlichen Kriechstadium mit abgebauten Larvalorganen eingesogen. Die Speicherung erfolgt zu grossen Teilen extrazellulär in den Darmlumina und bei Limaciden zusätzlich im enorm vergrösserten Magen, der durch ein transitorisches Plattenepithel besondere Anpassungen an seine Speicherfunktion zeigt. Bei *Arion*, wo im Schlüpfmoment die Mitteldarmdrüse bereits follikulär gegliedert ist, wird dagegen analog *Fusus* das Eiklar intrazellulär eingelagert und der Magen bleibt klein. Die wie bei *Fusus* sehr rasche Eiklar-Aufnahme von *Ancylus fluviatilis* lässt sich nach Bondesen (1950) als Anpassung an die Stenoekie deuten.

Das postembryonale Schrumpfen des Eiklar-Sackes der Stylommatophoren ist mit einer geweblichen Transformation seiner Zellen verbunden; diese ist von analogen simultanen Veränderungen des zellulär ja identischen Mitteldarmdrüsenepithels begleitet.

Das Epithel des Eiklar-Sackes degeneriert also zumindest bei Limaciden nicht und bildet die Spitze des adulten linken Leberabschnittes. Die Eiklarzellen werden vor allem durch Vermehrung der kleinen Vakuolen und Rückbildung des grossen Hohlraumes in Sekretionsresorptionszellen (mit verschiedenen Granulatypen) umgewandelt, die sich mit den postembryonalen Zellkomponenten der Mitteldarmdrüse von *Fusus* vergleichen lassen. Die pulmonatentypischen Kalkzellen entstehen aus zwischen den Eiklarzellen liegenden, schon früh grosskernigen Zellen.

Bei *Arion* degenerieren eventuell die Zellen des Eiklar-Sackes (Weiss); dessen Platz wird aber auch hier analog *Fusus* von den Sekretionsresorptionszellen der linken Mitteldarmdrüse eingenommen. Dagegen soll *Achatina* nach den wenig detaillierten Angaben von Ghose (1962 ff) einen rein transitorischen Nährsack besitzen. Völlig abseits stehen nach den bisherigen Untersuchungen die Basommatophora, wo sich beide Abschnitte der Mitteldarmdrüse unabhängig vom degenerativen Eiklar-Sack bilden sollen (Bloch 1938). Eine erneute Prüfung dieser Verhältnisse, die für die Gastropoden einen einzigartigen Ausnahmefall darstellen würden, ist beabsichtigt.

TABELLE IV

Vergleich verschiedener, sich durch unterschiedliche Eiklar-Ernährung auszeichnender Prosobranchier-Ontogenesen

Art	Gelege	Durchmesser der Eizelle (in μ)	Eiklar-Aufnahme	Resorption des Eiklars	Dotter-bewältigung	Larvalorgane	Schlüpf-zustand	Schalenlänge im Schlüpf-moment (in μ)	Autoren
Philbertia purpurea	linsenförmige Kapsel; 375–597 Embryonen	ca. 100	gering; via Oesophag (mit Cilien)	in Mitteldarm-drüse	keine gesonderten Macromeren	alle; besonders grosse Hautvakuolenzellen am Mantelrand, die teilweise mehrkernigen Larvalnieren sind klein	Veliger	234	FRANC 1950 FIORONI 1965a 1966
Thais haemastoma	hohe urnenförmige kantige Kapsel; 500–*600*–900 Embryonen	ca. 107–130	gemässigt, relativ spät (Veliger); via Oesophag (mit Cilien)	v.a. in linker Mitteldarmdrüse	Macromeren rasch abgebaut	alle; mehrkernige Larvalnieren, besondere Analdrüse	Veliger	130	D'ASARO 1966
Nassa reticulata	abgeflachte Urne; 50–*293*–352 Embryonen	160	gering; via Oesophag (mit Cilien)	in Mitteldarm-drüse	eine grosse, v.a. postembryonal abgebaute Macromere(4D)	alle	Veliger	236–*300*–367	PELSENEER 1910 FIORONI 1965 ff
Nassa mutabilis	flache Urne mit zahlreichen lateralen Fortsätzen; 5–18–27 Embryonen	500	mittel; via Oesophag (mit Cilien)	„	„	„	Veli-concha	750	HOFFMANN 1902 FIORONI 1965 ff
Fusus spec.	linsenförmige Kapsel; 3–*5*–8–21 Embryonen	1:540–650 br:400–550	stark; via Oesophag (mit Cilien u. transitorischer Verschluss-apparatur)	spezialisierter Eiklarsack (=Speicherorgan) Mitteldarmdrüse (=Resorptionsort)	4 Macromeren	alle; Larvalnieren immer mehrkernig	Kriech-stadium	115–*1250*–*1500*–1626	BOBRETZKY 1877 PORTMANN 1932 ff FIORONI 1966
Pomatias elegans	Einzeleier mit Eiklarschicht (2mm Durchmesser) und mucöser Hülle	140	stark; via cephale Masse	in Mitteldarmdrüse (entgegen den anderen Arten noch embryonal adulte Struktur erreichend)	keine gesonderten Macromeren	keine typischen Larvalnieren; Larvalherz fehlt	Kriech-stadium	—	CREEK 1951

Die extreme Spezialisierung der Pulmonaten zur Eiklarernährung wird ihnen durch ihre Dotterarmut (Eidurchmesser oft unter 200 μ; vgl. FIORONI 1966) erleichtert. Der eigene Dotter ist dadurch schon im Gastrulastadium auf alle Entodermzellen gleichmässig aufgeteilt, während die *Fusus*ontogenese sich mit der Bewältigung des in vier gesonderten Macromeren eingelagerten umfangreichen Protolecithes auseinander zu setzen hat. Dieses Problem fällt bei *Pomatias* weg (vgl. Tab. IV).

Der erst in der letzten Embryonalzeit einsetzende und sich im Durchschnitt noch drei Wochen in die Post-Embryonalzeit erstreckende Abbau des Macromerendotters verzögert bei *Fusus* die endgültige Resorption der Eiklar-Reserven, die mindestens vier postembryonale Wochen zu beanspruchen scheint. Im Gegensatz dazu wird etwa bei *Deroceras* der Eiklarsack ab dem 6. postembryonalen Tag in die Struktur der definitiven Mitteldarmdrüse umgebaut.

Ausser dem Dotterreichtum scheint die Ontogenese von *Fusus* auch durch den Aufbau einer harten Aussenschale beeinflusst zu werden. Die durch die verkalkende Schale eingeschränkte Kapazität der „Weichteile" bedingt die Ausbildung eines frühembryonalen Fress-Stadiums mit noch kleiner apicaler, kegelförmiger Schale (vgl. etwa Abb. 3b, c). Die tempierte Eiklaraufnahme ihrerseits wirkt sich retardierend auf die Entwicklung des Cephalopodiums aus. Der „weiche Körper" der endocochleaten Embryonen der Stylommatophoren gestattet eine Verlagerung des umfangreichen Eiklar-Sackes an die Körperperipherie, was eine unretardierte Differenzierung der Organsysteme ermöglicht. Zudem ist es etwa *Deroceras* infolge des plastischen Körpers möglich, vor dem Schlüpfen grosse Massen von perivitelliner Flüssigkeit aufzunehmen und im sehr voluminösen Magen einzulagern. In ähnlicher Weise gilt dies übrigens für den vor dem Schlüpfen ins Embryoinnere gepressten Dottervorrat des äusseren Dottersackes der mit einer Innenschale versehenen coleoiden Tintenfische. — Unsere geplanten detaillierten Untersuchungen an *Helix* (wo anfänglich ähnlich *Fusus* die Schalenanlage klein bleibt), *Limnaea* und anderen Pulmonaten mit Aussenschale werden zeigen, wie dort die durch die Schale bedingte beschränkte Volumenkapazität der Eingeweide die Phasen der Eiklaraufnahme beeinflusst.

Der Aussenschale, die bei Mollusken immer mit uncerebralisierten Nervensystemen korreliert ist (vgl. etwa PORTMANN 1960), ist somit auch eine Einflussnahme auf den Ablauf der embryonalen Nährphasen zuzugestehen.

Ein Vergleich der physiologischen Aktivität der Darmteile scheint uns infolge des Fehlens genauer biochemischer und namentlich autoradiographischer, auch die Embryonalperiode einschliessender Untersuchungen noch verfrüht. Laut WEISS soll das durch den funktionell polyvalenten Zelltyp der Eiklarzellen aufgenommene Eiweiss bei Pulmonaten dort nicht nur gespeichert, sondern auch an den Körper abgegeben werden. — Bei *Fusus* dagegen scheint die Eiklarzelle nur als Speicherorgan zu dienen und das nachträglich wieder ins Mitteldarmlumen

abgegebene Eiklar analog wie der Nähreierdotter bei Prosobranchiern vom Nähreiertyp erst in den Resorptionszellen der Mitteldarmdrüse endgültig verdaut zu werden. Die apicale Lage des allseits vom Schalenepithel und der Schale umgebenen Eiklar-Sackes macht zudem eine direkte Abgabe an den Körper wenig wahrscheinlich. Bei *Fusus* tritt entgegen den einheitlichen Sekretionsresorptionszellen der Pulmonatenembryonen mit den polynucleären Sekretzellen noch ein weiterer sezernierender Zelltyp hinzu.

Abschliessend sei festgehalten, dass zahlreiche Unterschiede von *Fusus* zu den Lungenschnecken durch seinen grösseren Dotterreichtum und durch seine phyletisch bedingten strukturellen Uebereinstimmungen mit den übrigen Prosobranchiern bedingt sind. Die auch adultmorphologisch abgewandelten Pulmonaten zeigen beträchtlich differierende Ontogenesen. Die Entwicklungsunterschiede zwischen Pulmonaten und Prosobranchiern sind nach unseren bisherigen Kenntnissen grösser als zwischen Vorder- und Hinterkiemern.

Trotz allen Differenzen muss die prinzipielle Übereinstimmung im Abbau der embryonalen Nährstoffe unter Beteiligung der definitiven Mitteldarmdrüse hervorgehoben werden. Diese auch bei ganz anderen Tierklassen analoge Rolle der definitiven Leber (vgl. Fioroni 1967a) lässt erneut die Prüfung der bisher als aberrant geschilderten Verhältnisse der Basommatophoren als dringlich erscheinen.

II. Allgemeine Folgerungen

Unsere Befunde an *Fusus* erlauben eine Stellungnahme zu verschiedenen Begriffen der allgemeinen Entwicklungsgeschichte.

1. Metamorphose

Nach der Ontogeneseklassierung nach Geigy-Portmann (1941) ist jede Metamorphose als mit einem Formwechsel verknüpfter Prozess durch das Vorkommen von auf Embryonalstadien folgende, als „Larven“ zu bezeichnende Entwicklungsstufen charakterisiert. Diese unterscheiden sich von den ersteren durch besondere transitorische „Larvenorgane“; deren Funktion fällt in diese Entwicklungsperiode. Jede Metamorphose umfasst den Abbau larvaler, den Neuaufbau adulter und das Weiterbestehen von larvo-adulten Organen.

Auf Grund unseres gemeinsamen Studiums von verschiedenartigsten, vorzüglich marinen Ontogenesen, tendieren wir inzwischen freilich dazu, den Katalog der larvalen Organe weiter zu fassen.

Wie u.a. Fioroni (1967a) genauer dargelegt hat, umschliesst jede Ontogenese sehr viele Aufgaben. Neben dem Aufbau des Adultkörpers, der in jedem Entwicklungsstadium ein harmonisches Gleichgewicht des schon Bestehenden voraussetzt, können die Entwicklungsstadien känogenetische Abwandlungen

durchmachen, zur Verbreitung der Art beitragen und schliesslich innere ontogenetische Anpassungen ans Entwicklungsmilieu und die embryonale Ernährung erfordern. In Anbetracht dieser bedeutungsmässig gleichwertigen Aufgaben scheint es uns gerechtfertigt, sämtliche ihnen zugeordnete Organe, die sich nicht geradlinig in ein bestimmtes Adultorgan weiter entwickeln, als larval (=transitorisch) zu bezeichnen. Aus diesen Gründen scheint es widersinnig, die mit den besonderen chemisch-physikalischen Bedingungen des Kapsellebens korrelierten Larvalnieren und Hautvakuolenzellen als larval zu bezeichnen und dagegen etwa den Dottersack der Tintenfische (mit transitorischem Entoderm) oder den Eiklarsack von *Fusus* aus der Definition auszuschliessen. Letzterer wird, wie unsere Befunde zeigen, allmählich reduziert und sein Platz wird von den sich vermehrenden Resorptionszellen ausgefüllt. Das definitive Epithel der linken Mitteldarmdrüse ist somit nicht von Anfang an konstituiert, sondern entsteht sukzessive, um den Platz der nach beendeter Metamorphose vollständig schwindenden Eiklarzellen einzunehmen.

Zudem scheint uns auch eine feinere Unterteilung des Metamorphosebegriffes nötig, auf die in einer in Arbeit begriffenen Studie detailliert eingegangen werden wird. So sind etwa schon innerhalb der Prosobranchier, die während ihrer Entwicklung freilich nie radikale „phyletische Grossmutationen" (wie etwa die Umwandlung der Bilateralsymmetrie des Pluteus in die Pentamerie des jungen Echiniden) durchmachen, mindestens zwei Metamorphoseabläufe zu sondern. Die beim freischwimmenden Veliger oft rasche, abgegrenzte Metamorphose ist beim intrakapsulären Typ, wo zudem häufig Wachstumsallometrien und Retardierungen vorkommen, als „verborgene Metamorphose" (« métamorphose abritée »; Portmann 1955) oder „Cryptometabolie" (Jezikow 1936) verschleiert; der Embryo bzw. das Jungtier stellen, jeweils abhängig vom artmässig differierenden Auftreten der ersten Organanlagen, ein Mosaik von definitiven und larvalen Bezirken dar. Beide Organtypen sind übrigens schon früh im „Kreuzstadium" der Furchung gleichzeitig determiniert (vgl. Verdonk 1965).

Die fliessende Metamorphose des intrakapsulären Types ist mit einem beträchtlichen, dank der Nährstoffreserven möglichen Wachstum gekoppelt. — Bei diesem Typ ist auch der Schlüpfmoment variabel (vgl. Fioroni 1966); z. B. bei *Polinices*-Arten sind gelegentlich bei schlüpfenden Tieren noch Velumreste feststellbar.

2. *Mehrphasige Morphogenese*

Hirscheler (1912) und Roonwal (1939) haben seinerzeit den Begriff der mehrphasigen Gastrulation eingeführt, der in der Folge auch von Sacarrão (1952 ff) für die Keimblatt-Segregation der Cephalopoden und Insekten angewendet wurde. Es blieb Siewing (1960) vorbehalten, die Mehrphasigkeit auf die Genese der einzelnen Keimblätter auszudehnen und 1964 vor allem anhand der

unterschiedlichen Entodermentwicklungen von Crustaceen zu illustrieren. Die uns so wertvoll scheinende phasische Unterteilung von Morphogenesen lässt sich, wie gerade die Mitteldarmdrüse von *Fusus* zeigt (Tab. V), mit Erfolg auch im Sinne einer „mehrphasigen Organogenese" auf die Entstehungsgeschichte einzelner Organe anwenden. Dabei kann die Jdee SIEWING'S, die die phylogenetisch als abgeleitet betrachtete Mehrphasigkeit auf einphasige Vorgänger zurückzuführen sucht, bestätigt werden. Komplizierte Ernährungstypen mit Eiklar bzw.

TABELLE V

Übersicht der mehrphasigen Organogenese der Mitteldarmdrüse von Fusus *(vgl. auch* FIORONI *1967a)*

Phase	Entwicklungs-periode	Mitteldarmdrüse		Abbil-dungen
		linker Sack (sehr gross)	rechter Sack (klein)	
I	Eiweiss-aufnahme	Eiklar in riesigen Vakuolenzellen des Eiklarsackes gespeichert	Polynucleäre Sekretzellen (mit Sekretabgabe)	8 ff
II	Meta-morphose	Beschränkung der Eiklar-Zellen auf apikales Ende	Beschränkung der polynucleären Sekretzellen auf apicales Ende	10 ff
		Sekundäre Differenzierung von vakuolösen Resorptionszellen zur Aufnahme von Eiklar und Protolecith (aus in Abbau befindlichen Makromeren)		
III	Post-embryo-nalzeit	Reduktion des Eiklarsackes		24 ff
		Ausbreitung der jetzt zu Sekretionsresorptionszellen werdenden Resorptionszellen; diese bauen unter Divertikelbildung die definitive Mitteldarmdrüse auf		

Nähreiern finden sich unter den Prosobranchiern besonders bei den auch in adultmorphologischen Merkmalen als evoluiert taxierten Stenoglossen. *Fusus* besitzt durch die Ausbildung eines transitorischen Eiklar-Sackes der linken und der histologischen Transformationen der rechten Mitteldarmdrüse die unter den bisher bekannten Prosobranchierentwicklungen weitaus komplizierteste Morphogenese der entodermalen Darmteile.

3. *Die Sukzession von Histo- und Topogenese*

Ein weiteres zur Charakterisierung morphologischer Entwicklungsabläufe wesentliches, bisher aber nur wenig beachtetes Kriterium scheint uns die zeitliche

Sukzession von Histogenese (=histologische Ausdifferenzierung) und Topogenese (=räumliche Lokalisation bestimmter Organe oder Organteile) darzustellen. Bei Cephalopoden etwa werden die einzelnen entodermalen Darmabschnitte schon vor deren histologischen Differenzierung topographisch voneinander gesondert (vgl. z. B. VON BOLETZKY 1967). Im Gegensatz dazu finden sich bei *Fusus* und in analoger Weise bei manchen anderen Prosobranchiern im noch einheitlichen entodermalen Verdauungssack die verschiedenen Darmabschnitte schon vor deren räumlicher Abgliederung durch histologische Differenzierung hervorgehoben. RANZI (1928, 1932) hat übrigens bei seinen entwicklungsphysiologischen Untersuchungen an Cephalopoden schon damals auf die Unabhängigkeit der histogenetischen von den organogenetischen Prozessen hingewiesen. Die Sonderstellung der Cephalopodenentwicklung (vgl. FIORONI 1966 ff und MANGOLD-FIORONI) wird durch dieses Kriterium erneut bestätigt.

4. *Känogenese*

Eine generelle Diskussion der Beziehungen zwischen Onto- und Phylogenese (vgl. FIORONI 1966) kann an dieser Stelle nicht gegeben werden.

Wir stellen hier nur die Kaenogenese (HAECKEL, RENSCH) in den Vordergrund. Diese von NAUCK als „umwegig“ bezeichnete Entwicklung führt trotz einem abgewandelten Ontogeneseablauf zu ähnlichen Adultstadien; sie enthält dadurch aber potentiell die Möglichkeit zu prospektiven Aenderungen der Art in sich. Solche Ontogeneseabwandlungen ohne direkte Auswirkungen auf die Adultform sind für Mollusken besonders typisch. Sie sind schon in unseren früheren Untersuchungen für die Cephalopoden und Prosobranchier betont (vgl. etwa FIORONI 1966 und MANGOLD-FIORONI) und etwa durch FRYER (1961) beim Vergleich der auf Fischen parasitierenden Larvalstadien der Süsswassermuscheln ebenfalls beachtet worden. Die verschiedenen Ontogenesetypen der Pulmonaten sind schon seit FOL (1879/1880) bekannt, und neuerdings hat THOMPSON (1967) eine reiche Uebersicht über die Entwicklungswege der Opisthobranchier gegeben.

Auch *Fusus* ist ein Beispiel für eine durch die besonderen Ernährungsbedingungen geprägte „umwegige Entwicklung“. Unter den Vorderkiemern finden sich namentlich unter den Stenoglossen zahlreiche ähnliche, besonders durch das Vorkommen von Nähreiern gekennzeichnete abgewandelte Ontogeneseabläufe. Grosse Unterschiede treten schon innerhalb der gleichen Art (oft in Abhängigkeit zum Biotop), der gleichen Gattung und Familie auf (vgl. Tab. LVII bei FIORONI 1966). Die *Fasciolaridae* etwa haben mit *Fasciolaria* einen abgeleiteten Nähreierfresser und mit *Fusus* eine hochspezialisierte Eiklarform ausgebildet. Die Kenntnis der Entwicklung weiterer *Fusus*-Arten, die nach unserem bisherigen Wissen zwar immer im Kriechstadium schlüpfen, aber u.a. unterschiedliche Gelege aufweisen, ist daher dringend anzustreben.

Zusammenfassung

1. Die Embryonalperiode und die ersten drei Wochen der Postembryonalzeit von *Fusus* werden beschrieben, wobei die Analyse des Darmtraktes und der larvalen Organe (Larvalniere, Hautvakuolenzellen, Velum, Kopfblase, Larvalherz, œsophagealer Verschlussapparat, etc.) im Vordergrund steht.

2. Der umfangreiche Protolecith wird schon während der Furchung in vier sich nicht mehr weiter teilende Macromeren konzentriert, die erst im Laufe der Postembryonalperiode vollständig abgebaut werden.

3. Die frühembryonale Eiklaraufnahme des Præveligers prägt stark den Ablauf der Entwicklung; sie führt zur Ausbildung eines besonderen Fress-Stadiums und retardiert temporär die Ausgestaltung des Palliovisceralkomplexes und vor allem des Vorderdarmes und des Nervensystems.

4. Die transitorische Verschlussapparatur des Oesophages und der aus grossvakuoligen Zellen bestehende Nährsack (Eiklarsack) als Spitze der linken Mitteldarmdrüse stellen spezielle Anpassungen an die Eiklaraufnahme, bzw. -speicherung dar.

5. Das Zellinventar der Mitteldarmdrüse ändert mehrmals im Laufe der Ontogenese (vgl. Tab. V). Die Eiklarzellen des linken Sackes werden durch besondere Resorptionszellen, die sich postembryonal zu Sekretionsresorptionszellen (SRZ) differenzieren, ersetzt. Die anfänglich allein vorkommenden polynucleären Sekretzellen (Fermentzellen) nehmen infolge der sich ausbreitenden SRZ postembryonal nur noch die Spitze des rechten Leberabschnittes ein. — Diese Veränderungen sind im Sinne einer „mehrphasigen Organogenese" zu interpretieren.

6. Das kriechende Schlüpfstadium ist äusserlich adultähnlich. Seine Ganglien sind im Vergleich zu den adulten Proportionen sehr gross, und der Umbau des durch die beträchtlichen Nahrungsreserven (Eiklar, Protolecith) noch larvalen Verdauungstraktes setzt sich über einen Monat in die Postembryonalzeit hinein fort.

7. Infolge der mehrphasigen Organogenese des Mitteldarmes und der zusätzlichen Anpassungen an Eiklaraufnahme und Kapselmilieu ist *Fusus* neben *Pomatias* und *Cymba* unter den Kapselflüssigkeit bewältigenden Prosobranchiern als die am stärksten abgewandelte Art zu taxieren. — Ein Vergleich mit den Pulmonaten zeigt für viele Formen eine identische Beziehung zwischen Eiklar-Sack und Mitteldarmdrüse.

Résumé

1. Ce travail décrit la période embryonnaire et les trois premières semaines de la phase postembryonnaire de *Fusus*; en particulier l'intestin et les organes larvaires (reins larvaires, cellules intégumentaires vacuolisées, vélum, vésicule céphalique, cœur larvaire, bourrelet de fermeture de l'œsophage, etc.).

2. La grande quantité du protolécithe est concentrée dans quatre macromères qui ne se divisent plus; sa résorption se termine seulement pendant la période postembryonnaire.

3. La résorption précoce des ressources alimentaires extra-embryonnaires (dans l'espace capsulaire) par la larve prévéligère influence beaucoup le déroulement du développement; elle nécessite la formation d'un stade d'ingestion spécialisé et retarde temporairement le développement du complexe palléo-visceral (ainsi que de l'œsophage et du système nerveux).

4. Le bourrelet de fermeture transitoire de l'œsophage et le sac d'accumulation (sac nourricier aux énormes cellules vacuolisées), qui correspond à la partie apicale du diverticule gauche de l'hépatopancréas, sont des adaptations spécialisées à la résorption et l'accumulation des ressources alimentaires supplémentaires.

5. L'inventaire cellulaire de la glande hépatique change plusieurs fois pendant l'ontogenèse (voir tab. V). Les cellules d'accumulation du diverticule gauche sont remplacées par des cellules à résorption, qui se transforment elles-mêmes pendant la période postembryonnaire en cellules à sécrétion et à résorption (cellules SR). Dans la phase postembryonnaire, les cellules sécrétrices polynucléaires se restreignent à cause de la propagation des cellules SR à l'apex du diverticule droit. — Tous ces changements sont interprétés comme « organogenèse à plusieurs phases ».

6. Le « stade rampant », au moment de l'éclosion, ressemble extérieurement aux adultes. Ses ganglions sont relativement plus grands en comparaison avec l'état adulte, et les transformations histologiques de l'intestin encore larvaire se poursuivent pendant plus d'un mois pendant la période postembryonnaire en relation avec les réserves nutritives considérables.

7. Avec son organogenèse à plusieurs phases et ses adaptations supplémentaires à la résorption des ressources alimentaires extraembryonnaires et au milieu intracapsulaire, *Fusus* représente, avec *Pomatias* et *Cymba*, l'espèce la plus transformée parmi les Prosobranches ingurgitant le liquide capsulaire. — Une comparaison avec les Pulmonés démontre une relation identique entre le sac nourricier et la glande hépatique.

SUMMARY

1. The authors have studied the embryonic development and the postembryonic period during the first three weeks of *Fusus*, particularly the gut and the larval organs as larval nephridia, vacuolized cells of the skin, velum, cephalic vesicle, larval heart, closing mechanism of the œsophagus, etc.

2. The great amount of the protolecith is concentrated in four macromeres which show no further segmentation; the final absorption takes place during the postembryonic phase.

3. The early absorption of capsular fluid by the præveliger influences strongly the whole development, but necessitates the formation of a specialized ingestion stage. It retards temporarely the development of the palliovisceral complex as well as of the foregut and the nervous system.

4. The transitory swallowing mechanism of the œsophagus and the store sac (nutritive sac) with its large vacuolized cells as apex of the left diverticulum of the hepatic gland form specialized adaptations for the resorption, respectively the storage of the capsular fluid.

5. The different types of cells in the hepatic gland change during ontogenesis in the following way (see tab. V). The store cells of the left diverticulum are replaced by resorption cells transformed postembryonally into secretionresorption cells (SRC). During postembryonic stages, the polynuclear secretion cells (fermentative cells) are confined by the outspreading SRC to the apex of the right digestive sac.

6. The crawling stage at hatching ressembles externaly the adult. Its ganglia are relatively large compared with the proportions of the adult. The larval digestive tract contains considerable food reserves; therefore its post-embryonic transformation lasts more than a month.

7. The pluriphased organogenesis together with the special adaptations for the ingestion of the perivitelline fluid and for the intracapsular life places *Fusus* — with *Pomatias* and *Cymba* — as the most evolved species amongst the Prosobranchs without food-eggs. — A comparison with the Pulmonates shows identical relations between nutritive sac and hepatic gland for many forms.

LITERATUR

ANKEL, W. E. 1936. *Prosobranchia*. Die Tierwelt der Nord- und Ostsee. IXb_1, Leipzig.

BLOCH, S. 1938. *Beitrag zur Kenntnis der Ontogenese von Süsswasserpulmonaten mit besonderer Berücksichtigung der Mitteldarmdrüse*. Rev. Suiss Zool. 45: 157-220.

BLUEMINK, J. G. 1967. *The subcellular structure of the blastula of Limnæa stagnalis L. (Mollusca) and the mobilisation of the nutrient reserve.* Diss. Utrecht („Bronder-Offset", Rotterdam).

BOBRETZKY, M. 1877. *Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden.* Arch. mikr. Anat. 13: 95-169.

BOLETZKY, S. VON. 1967. *Die embryonale Ausgestaltung der frühen Mitteldarmanlage von Octopus vulgaris Lam.* Rev. Suisse Zool. 74:555-562.

BONDESEN, P. 1950. *A comparative morphological-biological analysis of the egg capsules of freshwater pulmonate Gastropods: Hygrophila, Basommatophora, Pulmonata.* Nat. Jutland, 3: 1-209.

CONKLIN, E. G. 1907. *The embryology of Fulgur. A study of the influence of yolk on development.* Proc. Acad. Nat. Sci. Phil. 59: 320-359.

CREEK, G. A. 1951. *The reproductive system and embryology of the snail Pomatias elegans (Müller).* Proc. Zool. Soc. London. 121: 599-640..

D'ASARO, CH. N. 1966. *The egg capsules, embryogenesis and early organogenesis of a common oyster predator Thais hæmastoma floridana (Gastropoda: Prosobranchia).* Bull. Mar. Sci. 16: 884-914.

ELBERS, P. F. — BLUEMINK, J. G. 1960. *Pinocytosis in the developing egg of Limnæa stagnalis.* Exp. Cell Res. 21: 619-621.

FARNIE, W. C. 1924. *The development of Amphibola crenata (Martyn).* Quart. J. Micr. Sci. 68: 453-469.

FIORONI, P. 1965. *Zur embryonalen Entwicklung und zum Schlüpfzustand von zwei mediterranen Nassa-Arten.* Rev. Suisse. Zool 72: 543-568.

— 1965a. *Zur embryonalen Entwicklung von Philbertia (Gastropoda, Prosobr., Conidæ).* Verh. Naturf. Ges. Basel 76: 207-219.

— 1966. *Zur Morphologie und Embryogenese des Darmtraktes und der transitorischen Organe bei Prosobranchiern (Mollusca, Gastropoda).* Rev. Suisse Zool. 73: 621-876.

— 1967. *Quelques aspects de l'embryogenèse des Prosobranches (Mollusca, Gastropoda).* Vie et Milieu 18 (A): 153-174.

— 1967. *Molluskenembryologie und allgemeine Entwicklungsgeschichte.* Verh. Natf. Ges. Basel 78: 283-307.

FOL, H. 1879/1880. *Etudes sur le développement des Mollusques. Troisième mémoire: Sur le développement des Gastéropodes pulmonés.* Arch. Zool. Exp. Gén. 8: 103-222.

FRANC, A. 1943. *Etudes sur le développement de quelques Prosobranches méditerranéens.* Thèse Alger.

— 1950. *Ponte et larves planctoniques de Philbertia purpurea (Montague).* Bull. Lab. Dinard 33: 23-25.

FRYER, G. 1961. *The developmental history of Mutela bourguignati (Ancey) Bourguignat (Mollusca, Bivalvia).* Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B 244: 259-298.

GEIGY, R. -PORTMANN, A. 1941. *Versuch einer morphologischen Ordnung der tierischen Entwicklungsgänge.* Naturwiss. 29: 734-743.

GHOSE, K. CH. 1962. *Origin and development of the digestive system of the giant land snail Achatina fulica Bowdich.* Proc. Roy. Soc. Edinburgh. B 68: 186-207.

— 1963. *Embryogenesis and larval organs of the giant land snail Achatina fulica Bowdich.* Proc. Roy. Soc. Edinburgh. B 69:237-260.

GRUSOV, E. N. 1965. *The endoparasitic Mollusc Asterophila japonica Randall and Heath (Prosobranchia : Melanellidæ) and its relation to the parasitic Gastropods.* Malacologia (1) 3: 111-181.

HABE, T. 1960. *Egg masses and egg capsules of some Japanese marine Prosobranchs.* Bull. biol. Stat. Asamushi 10: 121-126.

HESS, O. 1962. *Entwicklungsphysiologie der Mollusken.* Fortschr. Zool. 14: 130-163.

HIRSCHELER, J. 1912. *Embryologische Untersuchungen an Aphiden...* Z. wiss. Zool. 100: 393-446

HOFFMANN, W. 1902. *Ueber die Ernährung der Embryonen von Nassa mutabilis Lam.* Z. wiss. Zool. 72: 657-720.

JEZIKOW, J. 1936. *Einige Betrachtungen über die Typen der Entwicklung von Metazoen aus dem Ei.* C. R. Acad. Sci. U.R.S.S. NS. 22.

MANGOLD, K. -FIORONI, P. *Die Sonderstellung der Tintenfische* (in Vorbereitung)

MEYER, K. O. 1955. *Naturgeschichte der Strandschnecke Ovatella myosotis (Oraparnaud).* Arch. Moll.'kde 84: 1-43.

OWEN, G. 1966. *Digestion.* in: Wilbur, M. -Yonge C. M.: Physiology of Mollusca, Vol. 2. Academic Press (New York and London) 53-96.

PELSENEER, P. 1910. *Recherches sur l'embryologie des Gastéropodes.* Mém. Acad. Roy. Belg. Cl. Sci. Sér. 2,3, 1-163.

PORTMANN, A. 1930. *Die Larvalnieren von Buccinum undatum.* Z. Zellforsch. 10: 230-243.

— 1932. *Die Larvenmerkmale des Darmkanals von Fusus.* Verh. Schweiz. Natf. Ges. 387-389.

— 1955. *La métamorphose « abritée » de Fusus (Gastr. Prosobranches).* Rev. Suisse Zool. 62 (Suppl.): 236-252.

— 1960. *Généralités sur les Mollusques.* Traité de Zool. (Grassé) V (2) 1625-1654.

PORTMANN, A. -SANDMEIER, E. 1965. *Die Entwicklung von Vorderdarm, Macromeren und Enddarm unter dem Einfluss von Nähreiern bei Buccinum, Murex und Nucella (Gastrop. Prosobranchia)* Rev. Suisse Zool. 72: 187-204.

RANZI, S. 1928. *Rapporti tra processi organogenetici ed istogenetici. Ricerche di morphologia sperimentale nei Cefalopodi.* Rend. Acc. Naz. Lincei Sci. Nat. (6) 9: 425-428.

— 1932. *Indipendenza dell'istogenesi dall'organogenesi.* Att. Pont. Acc. Sci. nuovi Lincei 85: 27-28.

RAVEN, CHR. P. 1958. *Morphogenesis : The analysis of molluscan development.* Pergamon Press (London).

ROONWAL, M. L. 1939. *Amplification of the theory of multiphased Gastrulation among Insects...* Trans. Nat. Inst. Sci. India 2,

SACARRÃO, G. F. 1952. *Remarks on gastrulation in Cephalopoda.* Arg. Mus. Bocage 23: 43-45.

— 1952a. *The meaning of gastrulation.* Arg. Mus. Bocage 23:47-68.

— 1952b. *La conception du stade gastrula et de la gastrulation.* Rev. Fac. Cienc. Lisboa 2 Sér. 2, 163-170.

— 1953. *Sur la formation des feuillets germinatifs des Céphalopodes et les incertitudes de leur interprétation.* Rev. Fac. Cienc. Lisboa. 2. Sér. 3, 311-364.

SIEWING, R. 1960. *Ueber mehrphasige morphogenetische Vorgänge und deren Bedeutung für die Keimblätterlehre.* Zool. Anz. 164: 368-381.

— 1964. *Zur Frage der Homologie ontogenetischer Prozesse und Strukturen.* Verh. dtsch. Zool. Ges. 51-95.

STOLFI, G. 1933. *L'accrescimento embrionale del Loligo vulgaris.* Rend. R. Ac. Lincei (6) 18:516-519.

THOMPSON, T. E. 1967. *Direct development in a nudibranch, Cadlina lævis, with a discussion of developmental processes in Opisthobranchia.* J. Mar. Biol. Ass. U. K. 47: 1-22.

THORSON, G. 1946. *Reproduction and larval development of Danish bottom Invertebrates with special reference to the planctonic larvæ in the Sound (Oresund).* Medd. Kom. Danm. Fisk. Hav. Plankt. 4: 1-523.

VERDONK, N. H. 1965. *Morphogenesis of the head region in Limnæa stagnalis.* Diss. Utrecht.

WEISS, M. *Zur embryonalen und postembryonalen Entwicklung des Mitteldarmes bei Limaciden und Arioniden. (Gastropoda, Pulmonata).* Rev. Suisse Zool. (im Druck)

WEYGOLDT, P. 1964. *Vergleichend-embryologische Untersuchungen an Pseudoscorpionen (Chetonethi).* Z. Morph. Oekol. Tiere 54: 1-106.

— 1965. *Vergleichend-embryologische Untersuchungen an Pseudoscorpionen. III. Die Entwicklung von Neobisium muscorum Leach (Neobisiinea, Neobisiidæ). Mit dem Versuch einer Deutung der Evolution des embryonalen Pumporganes.* Z. Morph. Oekol. Tiere, 55: 321-382.

— 1966. *Die Ausbildung transitorischer Pharynxapparate bei Embryonen.* Zool. Anz. 176: 147-160.

Verzeichnis der Abkürzungen in den Abbildungen

Anl	Anlage von ...
Au	Auge
Big	Bindegewebe
Bk	Basalkörner (der Cilienzellen)
CG	Cerebralganglion
Ci	Cilien
CiZ	Cilienzelle
Ct	Ctenidium (Kieme)
DrZ	Drüsenzelle (n)
Ed	Enddarm
EK	Eiklar
kom EK	kompaktes Eiklar
lok Ek	lockeres Eiklar
EKS	Eiklarsack (Nährsack) (Spitze der linken Mitteldarmdrüse)
EKZ	Eiklarzellen (Speicherzellen) (des Eiklarsackes)
EZ	Eizelle
F	Fuss
Fa	Falten (Mitteldarm)
Fur	Futterrinne (des Velums)
Gr	Granula (der Sekretionsresorptionszellen)
H	definitives Herz
HVZ	Hautvakuolenzelle (n)
Hyp	Hypobranchialdrüse
Kbl	Kopfblase
Ke	Zellkern (Nucleus)
Kom	Kommissur (des Nervensystems)
Kon	Konnektiv (des Nervensystems)
KT	Kernteilung (Mitose)
KZ	Kristallzelle (amœboide Exkretzelle)
LH	Larvalherz
LN	Larvalniere
Lu	Lumen (von Darmabschnitten)
Ma	Magen
Md	Mitteldarm
Mddr	Mitteldarmdrüse („Leber“)
l Mddr	linker Sack (Divertikel) der Mitteldarmdrüse
r Mddr	rechter Sack (Divertikel) der Mitteldarmdrüse
Mep	Metapodium (des Fusses)
Mes	Mesoblast
MH	Mantelhöhle
Mic	Micromere
Mm	Macromere
MR	Mantelrand
Mu col	Musculus columellaris (Schalenretraktor)
N	definitive Niere
Ng	Nierengang (der definitiven Niere)

Oe	Oesophag
Oe G	œsophageale Ganglien (sub-, bzw. supraœsophageales Ganglion)
OG	Osphradialganglion
Op	Operculum
PG	Pedalganglion
Pigm	Pigment
Pk	Perikard
Pl	Plasma
Pl G	Pleuralganglion
Pl'Str	Plasmastränge
Prop	Propodium (des Fusses)
(red)	... in Reduktion (Degeneration)
Rpl	Randplatte (der Eikapsel)
RT	Radulatasche
RüAnl	Rüsselanlage
RZ	Resorptionzelle (der Mitteldarmdrüse)
S	Schale
Sch Z	Schleimzellen (des Magens)
Sdr	Schalendrüse
Sekr	Sekretballen der Sekretionsresorptionszellen (der Mitteldarmdrüse)
Sep	Schalenepithel (Mantelepithel)
Si	Sipho
p S'öff	præformierte Schlüpföffnung (der Eikapsel)
Spr	Schalenprofilierung
SRZ	Sekretionsresorptionszelle (der Mitteldarmdrüse)
Stc	Statocyste
Sto	Stomodæum
SZ	polynucleäre Sekretzellen (Fermentzellen) (der rechten Mitteldarmdrüse)
T	Tentakel
Vak	Vakuole
pe Vak	periphere Vakuolen (der Larvalniere)
ze Vak	zentrale Vakuole (der Larvalniere)
VA Oe	transitorische œsophageale Verschlussapparatur (« Bourrelet de fermeture »)
Ve	Velum
Ve-Sept	velares Septum
VG	Visceralganglion
Vit	Dotterplättchen
W	Schalenwindung
kl Z	kleinzelliges, undifferenziertes Mitteldarm-Epithel

Tome 75, nº 47 — Décembre 1968

Herpetologische Beobachtungen auf den Inseln Elba, Topi, Ortano, Palmajola, Cerboli und dem Monte Massoncello (Italien)

von

Othmar STEMMLER
Basel[1]

Mit 1 Kartenskizze und 4 Tafel

INHALT

[1] Anschrift: Inzlingerstrasse 323, 4125 Riehen.

I. EINLEITUNG

Im Sommer 1967, zwischen dem 15. Juli und dem 5. August, bereisten wir die Insel Elba. Im Hinblick auf die Beobachtung von Reptilien, und speziell auch von Amphibien, war dies eine denkbar ungünstige Jahreszeit. Die grosse Hitze bewirkte, dass nicht nur Amphibien und Schlangen, sondern auch die sonnenhungrigen Lacertiden, wenn überhaupt, nur in den Morgen- und Abendstunden ausserhalb ihrer Verstecke anzutreffen waren. Auf der andern Seite bot dies jedoch die Möglichkeit, die Herpetofauna dieser Gegenden, die bis anhin vorwiegend während der milden Frühjahrsmonate studiert worden war, während der heissen Sommerzeit aufzunehmen.

Bei der Durchsicht der Literatur über dieses Gebiet fiel auf, dass in den meisten Fällen die Herkunft der Tiere schlicht mit „Elba“ bezeichnet wurde. Nur ausnahmsweise — so in der ausführlichen Arbeit von Mertens, 1955 — finden sich genauere Herkunftsbezeichnungen. Und da wurde es dann auffällig: Grosse Gebiete der Insel Elba stellen herpetologisch praktisch Neuland dar. Die Funde beschränken sich zur Hauptsache auf die Gebiete Marciana – Monte Capanne – Marina di Campo; Portoferraio und Porto Azurro.

II. ZIEL

So ergab sich das Ziel der Reise von selbst: Es galt, von möglichst vielen, noch nicht besuchten Gebieten der Insel Beobachtungen zu sammeln und miteinander zu vergleichen. Dass dabei — infolge der ungünstigen Jahreszeit — Amphibien und Ophidier etwas zu kurz kamen, versteht sich. Deshalb wurde auch von Anbeginn das Hauptgewicht auf die Echsen, und unter diesen speziell auf die Lacertiden gelegt. Elba ist heute ein Touristenzentrum erster Ordnung geworden. Dies bot dem Beobachten und Sammeln verschiedenenorts unüberwindliche Hindernisse. Grosse Teile der Insel befinden sich im Besitze Landesfremder und können nicht betreten werden. Dazu kommt, dass die Bergwerkindustrie weite Räume hermetisch abriegelt. Eine interessante Berglandschaft östlich Marina di Campo ist heute, entgegen den Karten, völlig unzugänglich. Die zur Zeit Mussolinis gebauten Strassen sind, sich selbst überlassen, heute gänzlich überwachsen und zerstört und nur noch als Fuss- und Saumpfade — wenn überhaupt — benutzbar. So klaffen auch heute noch weite Lücken in unserer Uebersicht.

III. METHODEN

Um völlig unabhängig auch längere Zeit in speziell interessierenden Gebieten verweilen zu können, wurde die Reise mit Auto und Zelt unternommen. Mit Bedacht wurde von der Benützung von Campingplätzen — deren es grosse Zahl auf Elba gibt — Abstand genommen. In unmittelbarer Umgebung solcher Orte sind naturgemäss kaum mehr irgendwelche interessante Beobachtungen zu machen. So viele Reptilien und Amphibien als möglich wurden gefangen und sobald es die Zeit erlaubte, *in vivo* gemessen und zum Teil auch fotografiert.

IV. SPEZIELLER TEIL

A. Amphibia

So reich Elba während der kalten Jahreszeit an Sümpfen und Gewässern sein muss, so arm ist es daran während der heissen Sommerszeit. Die Sümpfe von Portoferraio und Porto Azurro sind staubige, dürre Ebenen. Die schilfbestandenen Bewässerungsgräben sind ausgetrocknet. Zahlreiche Quellen sind versiegt. Die wenigen Stellen, wo noch Süsswasser angetroffen werden kann, sind meist landwirtschaftlich mit Beschlag belegt oder aber infolge des äusserst üppigen Pflanzenwuchses ohne Zerstörung desselben nicht erreichbar. So war es jedesmal ein Ereignis, wenn wir auf Lurche stiessen.

Bufo bufo spinosus Daudin

Die Palmenkröte fanden wir im Hinterland von Marina di Campo im Valle Filetto in mehreren Exemplaren. Die grossen Tiere lebten zum Teil zwischen den Häusern (Casa Filetto) in Erdlöchern, feuchten Steinmauern und Ablaufröhren. Bei Einbruch der Dunkelheit verliessen sie ihre Verstecke, um auf Beutesuche zu gehen. Jungtiere bis ca. 50 mm Körperlänge fanden wir entlang kleinster, dichtbewachsener Wassergräben, die selbst zu dieser Jahreszeit noch etwas Feuchtigkeit bargen, frühmorgens im taufeuchten Gras. Ein weiteres Tier erhielt ich bereits 1961 aus Elba. Es stammte von der Küste zwischen Scalieri und Capo Balestrini. Es wurde beobachtet, wie es morgens vor einem Ameisenloch hockend, geduldig Ameise um Ameise, die erschien, mit der Zunge wegschlug und frass. Am Nordfuss des Monte Massoncello, im Hinterland des Golfo di Baratti, fanden wir mitten in einem abgeernteten Getreidefeld ein knapp zehn Zentimeter weites Erdloch, das ziemlich flach gegen dreissig Zentimeter tief in die sandige, trockene Erde hinabreichte. Es war fast zur Hälfte mit Häcksel gefüllt. Vergraben in diesem staubtrockenen Stroh, weitab von jeglichem Wasser, sass eine grosse Palmenkröte.

Hyla arborea sarda Betta

Entgegen meinen Beobachtungen in Sardinien und Korsika (Stemmler, 1957b, 1959a), wo der Laubfrosch auch in den Sommermonaten recht häufig anzutreffen ist, finden wir ihn im Sommer auf Elba recht selten. Sochurek, 1954, sah ihn im Frühjahr überall, wo es Wasser hatte, recht häufig. Meiner Ansicht nach dürfte der Laubfrosch auf Elba eher selten sein. Denn selbst an den wenigen Stellen, wo es im Sommer Wasser hatte, fehlte er häufig. Auch nachts vermisste man die weittönenden Rufe der Laubfrösche, die in Korsika und Sardinien allenthalben den Laubfrosch verraten. Dennoch gelang es uns, den Laubfrosch an drei weitern Orten auf der E-Hälfte der Insel festzustellen:

Im äussersten Nordosten Elbas etwa tausend Meter oberhalb der Ortschaft Cavo werden einige Quellen gefasst und in Sammelbecken geleitet, von welchen aus die am Hang angelegten Gärten bewässert werden. Dort fanden wir einen halbwüchsigen, mattgrün gefärbten Laubfrosch am Rande eines solchen Sammelbassins. — Zu Füssen des Monte Castello, im Hinterland von Porto Azurro, liegt die Kapelle Madonna di Monserrato auf einem Felssporn, welcher von zwei kleinen Tälchen gebildet wird. Eines davon führte ganz wenig Wasser. Im Mauerwerk der Brücke, über welche der Weg zur Kapelle führt, sass eine *Hyla arborea sarda:* Ein grosses Weibchen, welches jedoch bei weitem nicht die Grösse der *Hyla meridionalis* erreichte — bleibt doch die Inselform des Laubfrosches kleiner. Das Tier war hellgrau, fast weiss gefärbt und trug grosse braungraue Flecke (∅ ca. 3 mm) auf seiner trocken körnigen Haut. — Weitere Laubfrösche fanden wir in Felsspalten und Mauerritzen rings um kleine Wasserreservoire, die der Bewässerung dienen, an den Talhängen des Haupttales gegenüber der Casa Gianullo. — Im Fosso dei Catenacci hörten wir wohl des nachts die typischen Laubfroschrufe, konnten aber anderntags die Tiere im dichten Gestrüpp *(Arundo donax, Rubus, Smilax aspera)* nicht finden.

Rana esculenta Linné

Der Wasserfrosch scheint auf Elba sehr selten zu sein. Selbst Sochurek, 1954, bezeichnet ihn als „nicht häufig". Dies ist bestimmt auf die Seltenheit perennierender Gewässer zurückzuführen. Wir fanden einige Exemplare in einem zur Viehtränke verbreiterten und sehr verschmutzten Bachlauf im Fosso dei Catenacci, der von grossen Bäumen überschattet wurde. Obwohl das Wasser oberhalb dieser Stelle viel sauberer war und die Ufer bessere Unterschlupfmöglichkeiten geboten hätten, lebten dort keine Wasserfrösche. — Unterhalb San Piero in Campo führt die Strasse über eine Brücke. Zu Füssen derselben sind Gartenanlagen, die von der temporären Feuchtigkeit des überbrückten Tales zehren. Im 5 cm tiefen, veralgten Wasser eines gemauerten Sammelbeckens fand sich neben einigen Wasserfroschlarven auch ein junger Wasserfrosch.

B. Reptilia

1. *Testudines*

Testudo hermanni Gmélin

Bei den Landschildkröten West- und Süditaliens sowie der tyrrhenischen Inseln, handelt es sich um eine Mischpopulation zwischen der westlichen und der östlichen Rasse, die Merkmale beider Rassen mehr oder minder ausgeprägt zeigt. (Stemmler, 1968: Aqua Terra, 5, Nr. 6/7, Solothurn).

Trotz eifrigstem Bemühen gelang es uns nicht, auf Elba die Griechische Landschildkröte zu finden. Selbst die Einheimischen wussten nichts von diesen Tieren, während ihnen Meeresschildkröten wohl bekannt waren. Auch Spuren von Landschildkröten (Fussspuren, Losung, Nisthöhlen, Schlafplätze, Wechsel, Eischalen) konnten von uns keine festgestellt werden. Nach Sochurek (1954, und mündl. Mittlg.) ist die Landschildkröte auf Elba sicher sehr selten. Sie war aber den von ihm befragten Einheimischen in Marina di Campo bekannt. Er schliesst jedoch die Möglichkeit nicht aus, dass einzelne Exemplare vom Festland oder von Pianosa herübergebracht worden sein könnten.

Sochurek, 1954, nimmt an, dass die Seltenheit der Landschildkröte auf Elba darauf zurückzuführen ist, dass die arme Bevölkerung alles — also auch die Schildkröten — als Nahrung betrachtet. Bei Verwendung dieser Tiere zu Nahrungszwecken wäre die Schildkröte der Bevölkerung sicher — und vor allem auf dem Lande — gut bekannt. In Sardinien waren die Bewohner von Gebieten, in welchen es im weiten Umkreis keine Landschildkröten gab, darüber orientiert, in welchen Gegenden der Insel es solche Tiere gab, und in welchen Dorfgemeinschaften man sich vom Fleisch der Landschildkröten ernährt (Stemmler, 1959b).

Da auf Pianosa und dem Monte Massoncello die Landschildkröte vorkommt, darf man sie auf Elba erwarten. Ihre Seltenheit wäre dann meiner Ansicht nach auf eine Ursache zurückzuführen: auf Ratten *(Rattus rattus)*. Ratten sind die häufigsten Tiere der Insel. Am hellen Tage kann man ganze Gemeinschaften beim possierlichen Spiel beobachten. Nachts lärmen und rascheln sie einfach überall und in erschreckend grosser Zahl. Sie werden die Gelege der Schildkröten zerstören, sie werden junge wie adulte Schildkröten während des Winterschlafes anfressen und töten. Sie werden vermutlich nicht nur für die Seltenheit der Schildkröten, sondern auch für die relative Individuenarmut der Reptilienfauna der Insel im gesamten verantwortlich sein.

Im Gegensatz zu den Verhältnissen auf Elba war im Gebiet des Monte Massoncello die Landschildkröte bei Hirten und Jägern wohl bekannt. Bekannt waren sogar die bevorzugten Lebensgebiete. Und obwohl *Testudo hermanni* auf Sardinien, Korsika und an der Côte d'Azur (Stemmler, 1959b) alles andere als waldliebendes Gebirgstier ist, vielmehr in den vegetationsreicheren Bergfuss-

gebieten lebt, fand sie sich am Massoncello vorwiegend im Eichenwald der Nord- und Nordosthänge. Erst stiessen wir nur auf Losung. Dann entdeckten wir auch Fusspuren im sandig-staubigen Untergrund. Schliesslich stiessen wir auf Wechsel, Schlafplätze und geöffnete Nistplätze. Die vier gefundenen Exemplare zeigen das Bild von Intergrades. Sie sind jedoch ausgesprochen klein und tragen viele Narben — beides wahrscheinlich ein Zeichen für die harten Lebensbedingungen, denen sie unterworfen sind.

2. *Serpentes*

Coluber viridiflavus viridiflavus Lacépède

Obwohl die Zornnatter die häufigste Schlange Elbas genannt wird — was sie bestimmt ist — ist ihre Dichte niemals zu vergleichen mit der, die sie auf Korsika und Sardinien hat (Stemmler, 1959d). Wie ja Elba gegenüber den vorgenannten Inseln eher reptilienarm genannt werden muss. Die Zornnatter findet sich wohl auch an feuchten Orten (z.B. entlang den Bewässerungsgräben bei Pila), sie bevorzugt jedoch entschieden trockenen Untergrund, der in Form von Mauerwerk, Felsen oder dichtem Gebüsch zahlreiche Unterschlupfmöglichkeiten bietet. Man findet sie meist in den frühen Morgenstunden beim Sonnen. Bald aber verschwindet sie in den Schatten, um erst wieder abends, nach 16 h ins Freie zu kommen.

Alle gefangenen Tiere gingen anstandslos in Gefangenschaft an weisse Mäuse, was man den Tieren von Korsika und Sardinien nicht nachrühmen kann. Das lässt gewisse Rückschlüsse auf die Nahrung im Freileben zu: Auf Elba scheint die Zornnatter der Hauptfeind der zahlreichen Mäuse und Ratten zu sein — weshalb es doppelt unverständlich ist, dass man ihr nachstellt, wo immer man ihr auch begegnet.

Coronella austriaca austriaca Laurenti

Diese sehr versteckt lebende Schlange wurde von uns lebend nicht gefunden. Hingegen wurde ein erschlagenes Exemplar in 600 m Höhe, am Südhang wenig unterhalb des Gipfels des Monte Perone im Strassengraben am Rande einer Pineta, geborgen. In diesen Gebieten dürfte sie sich vorwiegend von Erzschleichen *(Chalcides chalcides chalcides)* ernähren.

Natrix natrix helvetica Lacépède

Infolge der Trockenheit und der Seltenheit der Frösche im Sommer war es erklärlich, dass wir der elbanischen Ringelnatter nicht begegneten. Bis jetzt wurde sie nur bekannt von den sumpfigen Gebieten um Marina di Campo, Portoferraio und Porto Azurro. Dort fehlt im Sommer jegliche Feuchtigkeit. Frösche, wie die sich von ihnen nährenden Ringelnattern, überstehen daher allem Anschein nach den Sommer vergraben in Form eines Trockenschlafes. Wo hingegen das

Wasser ganzjährig vorhanden ist, scheinen auch die Ringelnattern im Sommer auf Jagd zu gehen — dann allerdings vorwiegend auf Jagd nach Kröten *(Bufo bufo spinosus)*, wenn sie sich nicht von Echsen oder gar Mäusen, wie dies schon bei aus der Schweiz stammenden *Natrix natrix helvetica* beobachtet wurde, den Sommer über ernähren. Wir fanden im Valle Filetto im dichten Binsengras einer leicht feuchten Wiese (ca. 24 qm) unweit (ca. 15 m) eines äusserst dicht verwachsenen Wasserkolkes (knapp ½ qm/20 cm tief) die Oberhaut einer Elba-Ringelnatter.

Vipera aspis aspis Linnaeus

Die Aspisviper ist das bekannteste Reptil Elbas. Jeder Bewohner lässt es sich zur Ehre gereichen, dieses „äusserst gefährliche" Tier gesehen zu haben. Selbst auf dem Monte Massoncello „gibt es Vipern". In Elba jedoch ist der Monte Capanne der „Vipernberg", und im Gefolge mit diesem noch der Monte Perone. Es stellte sich jedoch sehr bald heraus, dass sowohl auf dem Monte Massoncello, wie auch auf Elba, mit Viper gar nicht die Aspisviper gemeint war, sondern vor allem die harmlose Erzschleiche, *Chalcides chalcides chalcides*. Sie wird als Viper auch getötet. Ebenso verwechselt mit der Giftschlange wird die Schlingnatter *(Coronella a. austriaca)* und manchmal sogar die Ringelnatter *(Natrix n. helvetica)*. Obwohl wir mehrere Male den Fundorten der Aspisviper einen ausgiebigen Besuch abstatteten, gelang es uns nicht, die Elba-Viper zu Gesicht zu bekommen. Sie scheint auf ganz wenige Fundorte beschränkt zu sein, und auch an diesen nicht in grosser Zahl vorzukommen. Bisher wurde die Aspis-Viper nur im Gebiet des Monte Capanne und Monte Perone gefunden. Entsprechende Biotope kamen mir auf Elba nur an einem Ort zu Gesicht: am Südosthang des Monte Castello. Möglicherweise kann dort, trotz der geringeren Höhe über Meer, zu einer günstigeren Jahreszeit die Aspis-Viper gefunden werden.

3. *Sauria*

a) *Gekkonidae*

Hemidactylus turcicus turcicus Linnaeus

Bisher wurde dieser circummediterran verbreitete Gecko nur von Sochurek, 1954, auf Elba gefunden. Er bezeichnet ihn als ausgesprochenen Hausgecko, der sehr empfindlich gegen Austrocknung und Sonnenbestrahlung sei.

Wir können diese Beobachtung für Elba nicht bestätigen. Nie fanden wir *Hemidactylus* an Häusern oder Ruinen, sondern immer nur den viel grössern und robusteren Mauergecko. Auf dem Monte Enfola, wo ausgedehnte zerfallende Festungsanlagen bestehen, lebte *Hemidactylus* nur unter dicht überwachsenen Steinhäufchen. Das Tier lag nicht auf dem Erdboden auf, sondern unter auf losen Steinen liegenden Steinen. Ähnlich war das Lebensgebiet im Südwesten der

Insel bei Le Tombe östlich Fetovaia. Dort fand sich *Hemidactylus* an einer grossen Steinplatte, die einem Häufchen loser Steine auflag. In den zahlreichen Trokkenmauern, welche die Rebberge umgaben, wie auch in temporär bewohnten oder zerfallenden Gebäuden trafen wir nur *Tarentola*. Beiden Fundorten gemeinsam ist hingegen grosse Hitze tagsüber und hohe rel. Luftfeuchtigkeit infolge der unmittelbaren Meeresnähe.

Erwähnenswert ist der erstmalige Nachweis dieses Gecko von der Insel Palmajola nordöstlich von Elba. Drei Exemplare an zwei Fundpunkten wurden festgestellt. Das eine Tier lebte unter einem dem Boden einer gemauerten Kanzel aufliegenden Blechdeckel an der nördlichen Landestelle der Insel nur wenige Meter über Meer. Die zwei andern Tiere bewohnten eine zerfallene Geschützstellung, die dicht von Disteln umwuchert war und in der Höhe lag. Die Fundamente bildeten zwei etwa 1 qm grosse Kammern, deren Wände ungefähr dreissig Zentimeter hoch waren. Das Innere der Kammern war völlig von Schutt angefüllt. Die *Hemidactylus* sonnten sich ca. 15 h an den Mauern der einen Kammer, während an denen der zweiten *Phyllodactylus* an der Sonne lagen.

Tarentola mauritanica mauritanica Linnaeus

Der Mauergecko ist eines der häufigsten Reptilien Elbas und wird in der Zahl vielleicht nur noch von der Mauereidechse übertroffen. In grosser Dichte und zum Teil auch in unglaublich grossen Tieren — nicht einmal in Marokko bekam ich so grosse Mauergeckos zu Gesicht — bevölkert er die zahlreichen Trockenmäuerchen, die vielen Ruinen und temporär bewohnten Gebäude, aber auch geeignete — d.h. verwitterte, rissige — Orte des Anstehenden. Häufig sonnt er sich sogar über Mittag. Doch vor allem in den Abendstunden wird er aktiv. Wir fanden ihn eigentlich an allen Orten der Insel, wo wir zukamen, am wenigsten zahlreich noch im Gebiet des Monte Capanne. Das längste gesichtete Tier mass mindestens 18 cm.

Phyllodactylus europaeus Gené

Ausser von Sochurek, 1954, wurde dieser zierliche Gecko seit der Jahrhundertwende auf Elba nicht mehr gefunden. Auch wir suchten ihn vergeblich. Umso grössern Erfolg hatten wir auf den Elba vorgelagerten Inseln: Von Topi, Palmajola und Cerboli erwähnt Giglioli, 1879, diesen Gecko. Auf allen drei Inseln gelang es uns nun erneut, den Blattfingergecko aufzufinden. Bemerkenswerterweise war *Phyllodactylus* auf allen drei Inseln mit *Euscorpius carpathicus* vergesellschaftet.

Isola di Topi: Diese Insel ist eigentlich nur ein gewaltiger Felsklotz von 150×150 m, der ca. 350 m von Elba entfernt ist (Distanz: Topi—Piombino = ca. 10 km). Von Elba ist die 33 m hohe Insel durch einen relativ tiefen Meeresarm getrennt. Während die steil zum Meer abfallenden Klippen scharf zerwaschen

und kaum bewachsen sind, bedeckt die Kuppe ein dicht verfilztes, brust- bis kopfhohes Gestrüpp von Hartlaubbüschen *(Phillyrea, Pistacia)*. Der Boden ist stellenweise mehrere Lagen hoch von schiefrig zerfallenden, dünnen Steinplatten und einer mehreren Zentimeter hohen Schicht abgefallener Blätter bedeckt. Unter den Büschen wächst infolge Lichtmangels kaum etwas. Dort fand sich zwischen mehreren aufeinander liegenden Steinplättchen *Phyllodactylus europaeus*. Dieser Gecko ist auf Topi rar.

Isola di Palmajola: Diese, von einer Familie (Leuchtturmwächter) bewohnte, wasserlose Felseninsel liegt ca. 4,2 km östlich von Cavo (Nord-Elba). Die Ufer steigen kahl und schroff aus dem Meer auf. Wir sichteten zwei Blattfingergeckos. Der Biotop ist bei *Hemidactylus* beschrieben.

Isola di Cerboli: Diese Kalkinsel liegt 10,2 km östlich von Elba und 8,5 km südlich von Piombino. Sie wurde vor und zum Teil noch während des letzten Weltkrieges als Steinbruch verwendet. Noch heute stehen die Ruinen der ehemaligen Anlagen. Dazu diente sie während des Krieges zeitweise als Beobachtungsposten. Davon zeugen weitere Ruinen. Ursprünglich wasserlos, hält sich doch in einigen noch nicht zersprungenen Zisternen Wasser. Eine dieser Zisterne bildet eine Todesfalle für Wassergeflügel. Die Vögel fallen ein und können nachher infolge der Enge nicht mehr wegfliegen. Das Wasser bildet im Sommer eine grauenhafte Brühe, in der eine ganze Reihe von Vogelleichen schwimmen. Die Insel besitzt drei Landepunkte. Zwei konnten wir besuchen. Der dritte — der eine weitere Grube im Norden der Insel erschliesst — war auf dem Landweg nicht zu erreichen. So mussten wir auf den Besuch verzichten. Der Südwestteil der Insel bildet ein gewaltiges Amphitheater, entstanden durch die Steinbruchtätigkeit. Unter den zahlreichen, dem flachen, steinigen Grund aufliegenden Steinen kann man vereinzelte *Phyllodactylus* finden. In grosser Zahl — auf 1 qm rund ein Dutzend — leben sie in den Schutthaufen, welche die Fundamente ehemaliger Gebäude füllen. Dabei ist es sehr eigentümlich, dass in zwei auf Anhieb identischen Plätzen, die nicht weit voneinander entfernt liegen, in einen *Phyllodactylus* zahlreich, im andern überhaupt nicht zu finden ist. Vergleichende Détailuntersuchungen des Mikroklimas wären hier wertvoll.

Auch hier war mit *Phyllodactylus* der italienische Skorpion *Euscorpius carpathicus* vergesellschaftet. Interessanterweise fehlte *Euscorpius*, wo der Gecko fehlte. Im Schutt fanden sich in grosser Menge Tausendfüssler *(Julidae)* und mehrere Schichten (bis 3 cm hoch) leerer, weissgebleichter Schneckenhäuschen (⌀ ca. 1 cm).

b) *Scincidae*

Chalcides chalcides chalcides Linnaeus

Im Sommer, wenn feuchte Wiesen und leicht sumpfiges Gelände auf Elba fehlen, lebt die Erzschleiche in völlig trockener Umgebung. Ein Schwergewicht

für die tieferen Lagen konnten wir nicht bestätigt finden. Wir müssen LANKES, 1913, Feststellung voll und ganz unterstützen, nach der die Erzschleiche einfach überall im grasigen Terrain angetroffen wird. Äusserst zahlreich war sie zum Beispiel in der Gipfelregion des Monte Perone, wo sie allgemein als Viper betrachtet wird (s. *Vipera aspis aspis*). Auch am Monte Massoncello fand sie sich an völlig trockenen Lagen. Viele Biotope lassen darauf schliessen, dass sie selbst während der kühlen Jahreszeit weder feucht noch sumpfig sind. Nach unsern Beobachtungen sind — entgegen SOCHUREK, 1954 — die stark gestreiften Varianten eher selten. Am häufigsten ist eine sehr fein gestreifte Variation, die schon auf kurze Distanz völlig einfarbig wirkt.

c) *Lacertidae*

Lacerta muralis colosii Taddei

Diese Echse ist keine „Mauer"eidechse, obwohl sie für gewöhnlich so bezeichnet wird. Am häufigsten tritt sie in knie- bis brusthoher Macchie auf, aber eigentlich fehlt sie nirgends. Sie ist auf ganz Elba mehr oder weniger dicht verbreitet und steigt von den Küsten bis zur höchsten Erhebung des Monte Capanne (1018 m ü.M.) auf (SOCHUREK, 1954). Wir stellten sie im Valle Nivera bis in 750 m H. fest. Im Südosten der Insel (Nr. 60) sahen wir überhaupt kein Reptil. Ende Juli/Anfang August trifft man zwei verschiedene Grössen von Jungtieren an, zudem sind die meisten Weibchen bereits wieder gravid. Das lässt mit Sicherheit auf drei, sehr wahrscheinlich aber auf bis sechs Würfe pro Jahr und Weibchen schliessen, günstige Witterung und genügendes Futterangebot vorausgesetzt. Die braunen Jungtiere sind dunkelbraun bis schwarz gezeichnet und haben leuchtend gelbe Supraciliarstreifen. Die im Einzelnen untersuchten Echsen verteilen sich nach Herkunft und Geschlecht wie folgt:

Elba	73 Ex.	52 ♂	21 ♀	
Topi	1 Ex.		1 ♀	(Erstnachweis)
Ortano	1 Ex.	1 ♂		(Erstnachweis)
Palmajola	12 Ex.	9 ♂	3 ♀	
Mte Massoncello	1 Ex.	1 ♂		
Total	88 Ex.	63 ♂	25 ♀	

Aus der Literatur waren bis anhin 16 verschiedene, jedoch zum Teil äusserst nahe beieinanderliegende Fundorte bekannt (vergl. Einleitung). Die oben erwähnten Tiere stammen von 33 verschiedenen Fundorten, von welchen 31 neu sind. Die restlichen zwei (Palmajola, Mte Perone) decken sich mit bereits in der Literatur erwähnten (z. B. MERTENS 1955; MERTENS und WERMUTH, 1960).

Anschliessend seien kurz die verschiedenen Biotope aufgezählt, in denen *Lacerta muralis colosii* angetroffen werden kann:

kniehohes Steppengras, sich an Grashalmen sonnend (Mte Massoncello)
Dickichte aus verfilztem Adlerfarn *(Pteris)* und Brombeerranken *(Rubus)*
knie- bis mannshohe, freistehende Macchie
Macchie-Unterwuchs in Wäldern *(Quercus suber, Q.ilex, Castanea)*
Baumstämme in Wäldern *(Quercus suber)*
kaum bewachsene Blockschuttfelder
Felsen (mit und ohne Vegetation)
Ruinen
Mauerwerk in Siedlungen, Kulturgebiet und Freiland
Wegränder in Siedlungen, offenem Land und Wäldern
Kulturland: bewässerte Gartenanlagen, Felder, Rand von Bewässerungsgräben, Schilfbestände, Sumpfwiesen, Sodbrunnenwandungen.

Dieser reichhaltige Katalog verschiedenster Lebensgebiete bringt es selbstverständlich mit sich, dass die Mauereidechse da und dort ihren Biotop mit andern Echsen teilt. Über die Biologische Rangordnung (Hediger, 1958/1961) der betreffenden zusammenlebenden Arten weiss man bis anhin nichts.

Die folgende Liste enthält Angaben über Beschaffenheit und Oertlichkeit von Gebieten in denen die Elba-Mauereidechse mit andern Echsen zusammenlebt. Mit * werden Beobachtungen bezeichnet, während derer man die fraglichen Echsenformen sich gleichzeitig nebeneinander (Abstand 10—15 cm) sonnend sichtete:

Lacerta muralis colosii und *Lacerta sicula campestris*

* Gras- und Distelsteppe (Valle Lazzaro)
* felsige, erdige oder grasige Wegränder (Valle Lazzaro)
* lichter Wald, Waldrand mit Unterwuchs (Mte Massoncello)
Strassenmauern mit reicher Vegetation (Volterraio)
Pineta-Jungwuchs mit lockerm Gras- und Distelbestand (Mte Capanello, S-Hang)
Ränder von Bewässerungsgräben (Pila)
Mauerwerk in Gartenanlagen (Pila)

Lacerta muralis colosii und *Lacerta viridis fejérvàryi*

* Macchie-Gestrüpp (kniehoch) an Waldrand (Mte Massoncello)
* einzelner, umwachsener Felsblock in feuchtem Bachbett (Valle Filetto)
Grassteppe mit kniehohem Gras (Monte Massoncello)
Gartenanlagen (Pila)
Schilfbestände entlang Bewässerungsgräben (Pila)

Nachstehende Beobachtung zeigt, dass in gewissen Grenzen *Lacerta muralis* der *Lacerta viridis* überlegen ist:

Im Valle Filetto sonnte sich eine halbwüchsige Smaragdeidechse. Ein ausgewachsenes Männchen der Mauereidechse näherte sich, um ebenfalls zu sonnen. Sobald es die Smaragdeidechse, die grösser und massiger war, entdeckte, drohte es diese an. Diese drohte zurück, kehrte aber sofort ab und floh. Die Mauereidechse folgte ihr und biss sie über einen Meter weit weg, wo die Smaragdeidechse in einem dichten Gestrüpp Zuflucht suchte. Die Mauereidechse kehrte auf den Steinblock zurück und sonnte.

Lacerta muralis colosii und *Chalcides chalcides chalcides*

Macchie (Mte Capanello, S-Hang)
Distelsteppe (Valle Lazzaro)
Grasflächen (Gipfel des Monte Perone)
Stoppelfelder, Gras- und Distelfelder (Mte Massoncello)

Es sei nun die Lebensweise der Mauereidechse auf Grund der Feldbeobachtungen und nach Gebieten getrennt kurz dargestellt. Ich möchte darauf verzichten, eingehend auf die Färbungs- und Zeichnungsvarianten dieser so verschiedenartigen Echse einzugehen, da dies bereits in hervorragender Weise geschehen ist (L. MÜLLER, 1922). Daher werde ich in dieser Hinsicht nur einige wenige Ergänzungen anfügen.

ELBA: Die Mauereidechse kommt erst mit der Sonne aus ihren Verstecken. Kurze Zeit über sonnt sie sich mit abgeplattetem Körper an der Sonne. Dabei verharrt sie meist nur wenige Minuten in der gleichen Stellung. Ohne dass vom Beobachter eine äussere Störung realisiert werden könnte, rückt die Echse unvermittelt fünf bis im Maximum hundert Zentimeter weiter, um am neuen Ort nach einigen wenigen Tretelbewegungen (auch in Abwesenheit von Artgenossen) den Körper wieder abgeflacht der Sonne auszusetzen. Bald schon aber wird es den Tieren zu heiss. Sie rücken in den Halbschatten und nach kurzer Zeit in den Schatten. Auch im beschatteten Terrain wird der Körper häufig, aber nicht immer, abgeplattet. Insekten, die in den Gesichtskreis der ruhenden Echse gelangen, werden im Sprunge oder auch durch bedächtiges Anpirschen gefangen. Da alle Tiere äusserst wohlgenährt aussehen, geben sie eine begonnene Jagd, die nicht in Kürze zum Erfolg führt, ziemlich bald wieder auf. Kaum dass das Tier auf der Jagd einen Meter zurücklegt. Gegen Mittag verschwinden die Echsen in ihre Verstecke. Erst am späten Abend, wenn ihre speziellen Lebensgebiete bereits nicht mehr von der Sonne erreicht werden, findet man sie wieder draussen. Sie halten sich aber auch dann vorwiegend im Bereich von Büschen auf. Wir konnten feststellen, dass je kleiner, d.h. je jünger ein Tier ist, bei desto grösserer Hitze es sich noch im Freien aufhält.

Die Tiere sind sehr scheu. Bei der geringsten Störung fliehen sie. Dabei handelt es sich jedoch beinahe immer nicht um eine eigentliche Flucht, sondern mehr um Ausweichen. Die Mauereidechsen suchen nur eine Deckung — meist einen Stachelbusch, ein dichtes Gestrüpp oder eine Grasstubbe auf. Selten kommen sie dann, wenn die Gefahr vorüber scheint, wieder an den Ausgangsort zurück. Meist erscheinen sie an einer ganz andern Stelle. Nur wenn die Tiere sehr erschreckt oder sehr verängstigt sind, kommt es zu einer eigentlichen Flucht, die sie in ihre Verstecke führt, aus denen sie sich dann lange Zeit nicht mehr hervorwagen. Sie verstecken sich dann je nach dem von ihnen bewohnten Biotop n Baumhöhlen, in Ritzen in der Baumrinde, unter Steinen, unter Grasbüscheln u.ä.m., in Erdhöhlen, in Steinritzen und im Wurzelwerk der Macchiesträucher. Ausser an sehr bevorzugten Oertlichkeiten, wo bewachsener, rissiger Fels genügend Unterschlupfmöglichkeiten bietet und zusätzlich Feuchtigkeit Insekten anlockt, ist die Dichte sehr gering. Die grösste Dichte stellten wir am Südhang des Monte Perone, am Fosso San Francesco, wo dieser von der Strasse gekreuzt wird in 577 m ü.M. fest. Der Fosso führte ganz wenig Wasser. Unzählige Insekten profitierten von der seltenen Feuchtigkeit. Durch den Strassenbau war der anstehende Fels angeschnitten worden, der etwa zwei Meter hoch, zerklüftet und zerspalten und von nur wenigen Büschen und Sträuchern überwachsen, einen dealen Biotop abgab. Darüber war der ursprüngliche Hang (dicht verfilzte Macchie mit einzelnen aufgeforsteten Jungföhren) erhalten. Beidseits des etwa 5 m tief in diesen Hang eingeschnittenen Fosso, der dort sehr kühl, schattig und daher für Echsen nicht besonders günstig gelegen war (nur vereinzelte halbwüchsige Tiere wurden dort ausgemacht) reichte der felsige Strassenrand etwa zehn Meter weit. Auf je 5 m beidseits des Fosso, total also auf einer Strecke von 10 m, ingen wir 11 Eidechsen (6 ♂, 5 ♀). Die ganze Population dieses Biotopes dürfte deshalb auf gut 25 Individuen geschätzt werden. Auf ein Männchen kann man m allgemeinen mit mindestens einem Weibchen rechnen, das in unmittelbarer Nachbarschaft dieses Männchens lebt. Manchmal findet sich auch noch ein zweites Weibchen in einer solchen Gemeinschaft. Die Jungtiere leben nicht vergesellschaftet mit den erwachsenen Tieren. Sie finden sich mehr im offeneren, d.h. ungünstigeren Biotop, in den sie von den stärkeren Individuen (die wie alle Echsen auch vor Kannibalismus nicht Halt machen) abgedrängt werden. Wir stellen hier ähnliche Verhältnisse fest, wie sie bei *Lacerta viridis viridis* in der Camargue angetroffen werden (STEMMLER, 1957a).

Entgegen den Feststellungen L. MÜLLER's (1922) hatten von den 88 untersuchten Mauereidechsen nur deren zwei keinen weiss bis perlmutterfarbenen Bauch, der uni (vorwiegend ♀) oder spärlich dunkelgrau bis schwarz (vorwiegend ♂) gefleckt war. Bei den zwei Ausnahmen handelt es sich um ein kräftiges Männchen aus dem oben beschriebenen Biotop (Fosso San Francesco), welches ventral uf gelblich weissem Grund zahlreiche rostrote — seitlich untermischt mit weni-

gen feinen schwarzen — Flecke trug; und um ein jüngeres, aber adultes Weibchen vom Flugplatz Marina di Campo, welches ventral gleichmässig rosa gefärbt war. Während die Bauchmitte dieses Weibchen einfarbig war, trug es lateral feine rostrote und schwarze Strichelchen.

Topi: (näheres über die Insel s. *Phyllodactylus*). Die Mauereidechse haust au Topi im dichtesten Buschwerk, das ohne Buschmesser praktisch undurchdringlich ist. Obwohl nur vereinzelt die Sonnenstrahlen das Blätterdach zu durchdringen ver mögen, lebt die Eidechse dort vorwiegend auf dem Boden. Kein Tier wurde in der Höhe beim Sonnen entdeckt (vergl. Mte Massoncello oben, und Stemmler 1957a). In diesen Dickichten, in denen man häufig, wenn überhaupt, nur auf dem Bauche kriechend vorwärtskommt, erhascht man äusserst selten einen Blick au die scheue und nicht häufige Mauereidechse. So erstaunt es nicht, dass sie bis anhin den Blicken der Sammler entgangen ist. Die meisten Echsen hörte ich nur doch die wenigen, die ich zu Gesicht bekam, überraschten durch ihre intensive Grünfärbung, die auch dem weiblichen Geschlecht eigen ist — eine Tatsache die bei keinem weiblichen Tier von Elba festgestellt werden konnte. An das Fangen konnte unter diesen Umständen nicht gedacht werden. Umso erfreuliche war es, dass ich auf den steilen, kaum bewachsenen Klippen der Südwestseite drei Lacerten entdecken konnte. Es waren ein Pärchen, beide Geschlechte leuchtend grün gefärbt und nahe beieinander, und ein semiadultes Männchen das etwa 5 Meter vom Pärchen entfernt lebte. Dieses Tier zeigte noch die Jugendfärbung: dunkelbraun mit weissgelben Supraciliarstreifen. Alle drei Echsen waren äusserst scheu. Sie flüchteten jedoch kaum in Felsspalten oder unter locker Steine, sondern ähnlich wie *Lacerta sicula campestris*, in das Wurzelwerk de spärlich vorhandenen Vegetation *(Statice)*. Leider konnte ich nur des Weibchens habhaft werden, das sich, ausser durch seine abweichende Färbung, nich von den weiblichen Tieren Elbas unterscheidet.

Ortano: Die Isolotto d'Ortano liegt, ungefähr 40 m von der Hauptinse entfernt, vor dem die Spiaggia d'Ortano (südl. Rio Marina) südlich begrenzender Kap. Ihre Ausmasse betragen etwa 170×70 m bei einer höchsten Höhe ü.M von 22 m. Sie ist unterseeisch durch eine Felsbarriere mit Elba verbunden, di an der tiefsten Stelle knapp hüfttief unter dem Meeresspiegel liegt. Ihre von de Brandung zerfressenen Klippen, die steil aus dem Meer aufragen, sind nicht leich zu erklimmen. Die Inselkuppe ist wie bei Topi von dichter Macchie bedeckt. Im Frühjahr wurden durch diese bis kopfhohen Wälder Schneisen geschlagen, in denen in regelmässigen Abständen Oleander und Eukalyptus gepflanzt worden waren, die allerdings jetzt im Sommer einen jämmerlichen Eindruck machten Hier hatte es mehr Eidechsen als auf dem nahen Teil Elbas. Rund alle 5 m sonnt sich entlang der Schneisen ein Tier. Die Echsen waren schwierig auszumachen da sie im Laub und Astwerk der zusammengehauenen Büsche sonnten. Auffal

lend viele Jungtiere wurden gesichtet. Unter den Macchie-Büschen lebten auf die gleiche Weise wie auf Topi nur wenige Tiere. Anscheinend hatte das Schlagen dieser Schneisen einen positiven Einfluss auf die Populationsdichte gehabt. Die neuen — auf diesem kleinen Lebensraum ungewohnten — Verhältnisse boten den Jungtieren phantastische Ausweich- und Lebensmöglichkeiten. Vorgängig dürften sie von den stärkern Tieren auf die vegetationsarmen Randzonen gedrängt worden sein, wo sie eine leichte Beute für Luftfeinde darstellten. Im zum Teil mehrere Schichten dicken, plattigen Verwitterungsschutt fanden sich keine Eidechsen, wenn er nicht überwachsen war. Zwei Männchen wurden auf den Klippen gesichtet. Eines lebte hoch über dem Meer im Nordosten, das zweite an einer ins Wasser vorkragenden Felszacke, die mit einzelnen *Statice*-Büschelchen bestanden war, im Westen der Insel, nur knapp ein bis zwei Meter über dem Wasser. Beide flohen sofort in Gesteinsspalten! Diese Population der *Lacerta muralis colosii* war — auch im männlichen Geschlecht — vorwiegend braun gefärbt. Das eine Männchen, das wir untersuchen konnten, unterscheidet sich nicht von den Elbatieren, was ja auch zu erwarten war. *Phyllodactylus* und *Euscorpius* wurden keine gefunden.

PALMAJOLA: Auf dieser Insel (vergl. *Phyllodactylus*) ist die Mauereidechse die Eidechse. Sie ist ausserordentlich häufig und eigentlich überall auf der Insel zu finden. Meiner Ansicht nach ist es heute die einzige Lacertide, die dieses Eiland bewohnt. Auf den steilen, unbewachsenen Klippen (rel. spärlich), an den Hafenanlagen der Süd- wie der Nordseite, an Treibholzresten, Booten, an Mauerwerk, in den Distelbeständen der Südseite und der Kuppe, aber auch im Efeu- und Brombeergewirr der Nordseite, einfach überall war diese bunte Echse anzutreffen. Am häufigsten jedoch entlang der in die Felsen gehauenen Treppe, die von der südlichen Anlegestelle zum Leuchtturm hinaufführt. Die Echsen von Palmajola sind viel weniger scheu als die von Elba. Betrachtet man Serien von Palmajola-Echsen wird sogleich die deutliche Vermehrung der schwarzen Zeichnungselemente augenfällig, ohne dass man jedoch von einem Melanismus sprechen dürfte. Besonders auffällig ist die Verdunkelung der Ventralseite beim weiblichen Geschlecht. Auch zeichnet sich die Palmajola-Echse durch kräftige, leuchtende Färbung (vorwiegend grün) aus.

MONTE MASSONCELLO: Dieser mit Halbinsel-Italien heute durch eine Schwemmlandebene verbundene 286 m hohe Berg ist, wie der südlich von ihm gelegene Monte Argentario, der Tyrrhenis zuzurechnen. Deshalb wird er auch in dieser Besprechung mitangeführt.

Die Nord- und Nordosthänge des Berges sind bedeckt von einem dichten immergrünen Laubwald (vorherrschend *Quercus suber* und *Q. ilex*). Gegen den Bergfuss hin geht der Wald allmählich in dichte Macchie über. Diese wiederum wird von weiten Distel- und Grashängen abgelöst, die als Schafweide dienen

oder die zu Getreidefeldern kultiviert worden sind. Im ganzen Gebiet ist die Mauereidechse nicht häufig. Am zahlreichsten trifft man sie noch in den Waldungen, wo sie sich mit Vorliebe im dichten Unterwuchs der Wegränder aufhält. Entdeckten wir bei unsern Wanderungen alle zwanzig Meter eine Mauereidechse, so schien uns dies für diese Gegend unerwartet dicht besiedelt. Die Mauereidechse lebt auch in den Macchiebständen und greift von diesen aus bis in die Gras- und Distelsteppe über, wo sie aber ausgesprochen selten angetroffen wird. Die Männchen sind sehr kontrastreich gefärbt (dunkles Braun, helleuchtendes Gelb). Auch Grünfärbung kommt vor. Die von MÜLLER, 1922, festgestellte Neigung zur Querbindenbildung fanden wir nicht bestätigt, vielmehr stellten wir ungefähr die gleiche Variationsfülle hinsichtlich der Zeichnung fest, wie bei den Elbatieren.

Nach L. MÜLLER, 1922, soll *Lacerta muralis colosii* von *Lacerta muralis insulanica* (von der Insel Pianosa) auf Grund der Beschuppung allein ebensowenig zu trennen sein, wie irgend eine andere Form der *insulanica*-Gruppe. Leider war es mir nicht möglich, eine Serie lebender Pianosa-Echsen zu untersuchen, da wir aus Zeitmangel (weil Pianosa eine Sträflingsinsel ist, erfordert die Erlaubnis darauf zu sammeln, umständliche, Zeit raubende Korrespondenz) diese Insel nicht besuchen konnten. Hingegen war es uns nun erstmals möglich, eine Serie der von Palmajola stammenden und von TADDEI, 1949a, auf Grund von nur 3 adulten und 4 juvenilen Tieren als *Lacerta muralis baldasseronii* beschriebenen Echse lebend zu untersuchen und sie mit einer grössern Serie von *Lacerta muralis colosii* zu vergleichen. Dabei stellte es sich heraus — wie die folgende Zusammenstellung noch zeigen soll — dass *L.m. baldasseroni* (obwohl wie *L.m. colosii* zur *insulanica*-Gruppe gehörend) auf Grund der Beschuppung sehr wohl von der Elba-Eidechse unterschieden werden kann. Es ist nicht ausgeschlossen, dass entsprechende Untersuchungen an weitern Formen der *insulanica*-Gruppe ähnliche Ergebnisse zeitigen werden. Wie bereits von MERTENS, 1955, erwähnt, genügen die von TADDEI, 1949a, 1949b, 1953, gegebenen Charakteristika keineswegs, um die beiden *L. muralis*-Formen voneinander zu trennen. Ja, diese widersprechen zum Teil ausgesprochen unsern eigenen Befunden: Schuppenreihen zwischen *Supratemporalia* und *Massetericum*; Verhältnis der *Frontallänge* zu dessen Distanz zur Schnauzenspitze; Tendenz zur Verminderung der Zahlen bei *Collaria* und 4. Zehen-Lamellen bei *L.m. baldasseronii.* Was zudem das Hauptunterscheidungsmerkmal TADDEI's anbelangt, nämlich die Anordnung der Kehlschuppen, so ist dieses völlig wertlos. Man findet bei den Elba-Echsen, genauso wie bei den Palmajola-Tieren individuell verschieden sowohl spitzwinklig wie stumpfwinklig angeordnete Kehlschuppen. Dennoch scheint mir — auf Grund von dreizehn, nachfolgend durch einen *) hervorgehobenen, Merkmalen in Beschuppung und Körperproportionen — die Trennung dieser beiden Echsen berechtigt.

Was jedoch ihre Beziehungen zur *Lacerta muralis insulanica* angeht, muss vorläufig noch alles offen gelassen werden.

Nachfolgend die untersuchten Kriterien, wobei die Werte von TADDEI in Klammern angeführt werden. Aus Raummangel wird auf das Anführen aller Messergebnisse verzichtet.

ø = Durschnitt, *Lacerta muralis colosii* von Elba = *Lmc*, *Lacerta muralis baldasseronii* von Palmajola = *Lmb*.

Dorsalia

Lmc nieder 51-69, ø = 58,5 (57/59-62/65)
Lmb hoch 57-69, ø = 62,2 (59/62-65/66)

Geschlechtsdimorphismus: ♂ höher als ♀ innerhalb derselben Population.

Lmc ø♂ = 61,2 ø♀ = 59,6, (Fundort Nr. 12)
Lmb ø♂ = 63,2 ø♀ = 59,7
Lmc der Wert steigt von W gegen E an = Cline (PASTEUR & BONS, 1960)
W: Fundort Nr. 12 = ø = 60,5 E: Fundort Nr. 29 = ø = 63,2.

Ventralia

Lmc nieder ♂ = 22—25, ♀ = 25—29, ø = 24,4 (24/25/27)
Lmb hoch ♂ = 23—26, ♀ = 26—29, ø = 25,18 (24/25—26/32)

Geschlechtsdimorphismus: ♂ niederer als ♀

Lmc ø♂ = 23,6 ø♀ = 26,2 Uebergangswert: 25
Lmb ø♂ = 24,4 ø♀ = 27,7 Uebergangswert: 26

Internasalia/Rostrale

Lmc variabel: berühren sich in einer Linie = 1,3%
berühren sich in einem Punkt = 15,1%
sind voneinander getrennt = 83,6%
Lmb sind konstant getrennt voneinander

Supralabialia vor dem Auge

Lmc normal 4, 3 haben 2,1% 4 haben 94,5% 5 haben 3,4%
Lmb Tendenz zur Vermehrung, 4 haben 76 % 5 haben 21 %

Supratemporalia

Lmc nieder 2—6, ø = 4,38
Lmb hoch 3—7, ø = 4,96

Geschlechtsdimorphismus: ♂ niederer als ♀ innerhalb derselben Population

Lmc ø♂ = 3,75 ø♀ = 4,33 (Fundort Nr. 1)
Lmb ø♂ = 4,64 ø♀ = 5,83

Trennreihen zwischen Supratemporalia und MasseGtericum

Lmc nieder: 0—3, ø = 1,32 Reihen (2; 2×3, 1953)
0 = 7,75%, 1 = 54,25%, 2 = 35,2%, 3 = 2,8%, 4 = 0%
Lmb hoch: 1—4, ø = 2,32 Reihen (mindestens 2, manchmal 3, 1949a)
0 = 0%, 1 = 8,3%, 2 = 54,2%, 3 = 29,2%, 4 = 4,2%

* *Massetericum*

Lmc gross mit Tendenz zur Aufteilung (*Massetericum* immer vorhanden, 1 × doppelt: 1949a, 1953), ganz: 86,3%, doppelt: 11,1%, dreifach: 0,7%, vernarbt: 2,1%. es entspricht 1/1-1/16 des Auges: 63,3% = 1/1—1/5, 34,2% = 1,/6—1/16 prozentuales Maximum: 22,2% entsprechen ½ des Auges.

Lmb klein, nur selten aufgeteilt (*Massetericum* immer vorhanden, nicht besonders gross, 1949a)
ganz: 87,6%, doppelt: 8,35%, dreifach: 0%.
es entspricht ½—1/14 des Auges: 20,8% = ½—1/5, 75,1% = 1/6—1/14, prozentuales Maximum: 33,4% entsprechen 1/10 des Auges.

Der Grenzwert für die beiden Rassen liegt bei einer Massetergrösse von 1/6 des Auges.

* *Kopflänge (Pileus) : Frontallänge = Index KL : Fr*

Lmc *Frontale* länger: 2,608—3,561, ⌀ = 3,21
Lmb *Frontale* kürzer: 3,02—3,49, ⌀ = 3,24, 1♂ = 4,2, dies, obwohl *Lmb* relativ kürzere Köpfe als *Lmc* aufweist (vergl. RL:KL)

Geschlechtsdimorphimus: Infolge der relativ kürzeren Köpfe der ♀ (vergl. RL:KL), scheint ihr *Frontale*, bei an sich gleich bleibender Länge, grösser als das der ♂.

Lmc ⌀♂ = 3,29, ⌀♀ = 3,02
Lmb ⌀♂ = 3,30, ⌀♀ = 3,07
Lmc Die relative *Frontal*länge vermindert sich von W gegen E = Cline (PASTEUR & BONS, 1960). W: Fundort Nr. 12 = 2,8101, Fundort Nr. 57 = 3,003, E: Fundort Nr. 1 = 3,008.

* *Frontallänge : Distanz vom Frontale-Vorderrand zur Schnauzenspitze = Index Fr : FR*

(Das *Frontale* ist immer grösser [bei *Lmc*] oder entspricht [bei *Lmb*] seiner Distanz von der Schnauzenspitze, 1949a, 1953).

Lmc 0,841—1,225, ⌀ = 0,989
Lmb 0,81—1,05, ⌀ = 0,965

Im Durschnitt bleibt also das *Frontale* immer kleiner als seine Distanz zur Schnauzenspitze, wobei es bei *Lmc* etwas grösser als bei *Lmb* ist.

Lmc Von W gegen E gleicht sich die *Frontall*änge allmählich der Distanz zum *Rostrale* an = Cline (PASTEUR & BONS, 1960). W: Fundort Nr. 12 = 0,955, E: Fundort Nr. 29 = 0,987. Dabei zeigt *Lmb* eine grössere Verschiedenheit zu den nahen E-Populationen von *Lmc*, als zu den entfernteren W-Populationen dieser Rasse !

* *Kopflänge (Pileus) : Kopfhöhe (bei Auge) = Index KL : KH*

Lmc relativ langer, flacher Kopf: 2,04—2,84, ⌀ = 2,38
Lmb relativ kurzer, hoher Kopf: 2,0 —2,41, ⌀ = 2,23

* *Kopfbreite (bei Auge)*: *Kopfhöhe (bei Auge) = Index KB : KH*

Lmc relativ niederer Kopf: 0,97—1,55, ⌀ = 1,26
Lmb relativ hoher Kopf: 1,0 —1,23, ⌀ = 1,14

Geschlechtsdimorphismus: ♂ höhere Köpfe als ♀

Lmc ⌀♂ = 1,196 ⌀♀ = 1,3
Lmb kein Unterschied zwischen den Geschlechtern festzustellen.

* *Rumpflänge : Kopflänge (Pileus) = Index RL : KL*

Lmc relativ langer Kopf: 2,76—3,77, ∅ = 3,19, 1♀ = 4,18
Lmb relativ kurzer Kopf: 2,97—3,96, ∅ = 3,38, 1♀ = 4,16

Geschlechtsdimorphismus: ♂ längere Köpfe als ♀

Lmc ∅♂ = 3,02 ∅♀ = 3,61
Lmb ∅♂ = 3,23 ∅♀ = 3,85

* *Schwanzlänge : Kopf-Rumpflänge = Index SL : KRL*

Lmc relativ lange Schwänze: 1,64—2,31, ∅ = 2,055
Lmb relativ kurze Schwänze: 1,71—2,21, ∅ = 1,97

Geschlechtsdimorphismus: ♂ längere Schwänze als ♀

Lmc ∅♂ = 2,1 ∅♀ = 1,96
Lmb ∅♂ = 2,02 ∅♀ = 1,72

Bei *Lmc* lässt sich eine Abnahme der relativen Schwanzlänge mit zunehmender Höhe über Meer feststellen. Bei Gruppierung in drei Höhenzonen (0—99 m, 100—490 m, über 490 m) ergibt sich folgendes Bild:

5—69 m ü.M. = ∅ 2,13 100—215 m ü.M. = ∅ 2,11 496—630 m ü.M. = ∅ 2,05

Sehr wahrscheinlich besteht bei *Lmc* auch eine Abnahme der relativen Schwanzlänge von Osten gegen Westen. Infolge der ungleichmässigen Verteilung des vorliegenden Materials (und wohl auch wegen der Höhenabhängigkeit) kann vorderhand über eine Vermutung nicht hinaus gegangen werden.

Unverletzte Schwänze

Lmc Schwanz unverletzt: 49,3% Schwanz regeneriert: 50,7%
Lmb Schwanz unverletzt: 25 % Schwanz regeneriert: 75 %

Dieser Unterschied begründet sich auf die grössere Dichte der Populationen kleiner Inseln und der daraus resultierenden grössern Unverträglichkeit der Echsen.

Collaria

Lmc *nieder*: 8—13, ∅ = 10,43 (7/10—11/12)
Lmb *hoch*: 9—13, ∅ = 11 (9/9—10/11, Tendenz zur Verminderung, 1953)

Gularia

Kein Unterschied bei den Rassen. Bei beiden Anordnung in spitzem und stumpfem Winkel.

Lmc 23—32, ∅ = 26,4 (24/25—28/30)
Lmb 24—29, ∅ = 26 (23/24—25/27)

Femoralporen

Kein Unterschied.

Lmc 18—26, ∅ = 20,38 (17/20—23/25)
Lmb 19—23, ∅ = 21, 1♀ = 16 (19/20—23/25)

Lamellen der 4. Zehen

Kein Unterschied. (Tendenz zur Veminderung, 1953)

Lmc 23—33, ∅ = 27,2 (25/25—27/29)
Lmb 24—34, ∅ = 27,3 (25/25/27)

Kopflänge (Pileus) : Kopfbreite (bei Auge) = Index KL : KB

Kein Unterschied. Geschlechtsdimorphismus: ♂ rel. schmälere, bzw. längere Köpfe als ♀.

Lmc 1,57—2,23, ⌀ = 1,98, ⌀♂ = 2,04, ⌀♀ = 1,848
Lmb 1,625—2,21, ⌀ = 1,958, ⌀♂ = 1,935, ⌀2♀ = 1,92, 1♀ = 2,21

Kopflänge (Pileus) : Distanz vom Frontale-Vorderrand zur Schnauzenspitze = Index KL : FR

Kein Unterschied. Geschlechtsdimorphimus: ♂ rel. kürzere Schnauzenpartie als ♀.

Lmc 2,64—3,18, ⌀ = 3,16, ⌀♂ = 3,23, ⌀♀ = 3,03
Lmb 2,96—3,43, ⌀ = 3,16, ⌀♂ = 3,21, ⌀♀ = 3,126
Lmc Schnauzenpartie wird von Westen gegen Osten kürzer = Cline (PASTEUR & BONS, 1960), daher zeigt die Ostpopulation einen starken Unterschied zu *Lmb*.
W: Fundort Nr. 12 = ⌀ = 3,115, E: Fundort Nr. 29 = ⌀ = 3,31

Es folgen die Masse von drei Einzelstücken von *Lacerta muralis colosii* von der Isolotto d'Ortano (1), der Isola di Topi (2) und des Monte Massoncello (3), da diese Tiere bei der obigen Aufstellung nicht in Betracht gezogen wurden.

Kopflänge mm	♂(1 14,8	♀(2 13,5	♂(3 15,8
Kopfbreite (Max./Auge/Nase) mm	9/8/3,8	7,9/6,4/3	11,2/8,6/3,8
Kopfhöhe (Auge) mm	6	5,7	6
Kopf-Rumpflänge mm	58	64	61
Schwanzlänge mm	—	—	(107)
Frontale : Länge/Breite mm	4,2/2,8	4,3/2,5	5/3,1
Parietale : Länge/Breite mm	5/3,2	4,2/3	6,1/4,1
Distanz *Frontale*/Schnauzenspitze mm	4,2	4,1	5
Dorsalia	68	63	65
Ventralia	23	27	24
Collaria	10	10	12
Gularia	26	25	27
*Femoral*poren: links/rechts	20/20	21/21	23/22
Lamellen der 4. Zehe: links/rechts	30/26	28/27	—/26
Internasalia/ *Rostrale*	getrennt	getrennt	getrennt
Supratemporalia : links/rechts	4/3	3/4	5/5
Reihen zwischen *Supratemporalia* und *Massetericum* : links/rechts	2/2	1/1	2/2
Massetericum-Grösse (vom Auge): 1/r	1/5—1/5	'1/3—1/5	½/½
Supralabialia vor Auge: links/rechts	4/4	4/4	5/5

' *Massetericum* = doppelt

Lacerta sicula campestris Betta

Die Ruinenechse soll auf Elba hauptsächlich auf die Küstenzone beschränkt sein (MERTENS, 1955; LANKES, 1913), vegetationsreiches Gelände bevorzugen und

eine weniger ausgeprägte „Mauereidechse“ sein (MERTENS, 1955). Unsere Beobachtungen zeigen, dass diese Eidechse — ihr entsprechende Lebensbedingungen vorausgesetzt — im Innern des Landes genau so häufig auftreten kann, wie an der Küste.

Die Ruineneidechse bevorzugt eher offenes, steppenartiges Gelände. Sie wird sofort von *Lacerta muralis colosii* abgelöst, sobald die Vegetation etwas dichter wird. Diese Tatsache wird vor allem im Gebiet des Monte Massoncello, aber auch im Valle Filetto, am Monte Orello und bei Volterraio augenfällig. Wir können also in dieser Hinsicht MERTENS, 1955, nicht bestätigen. SOCHUREK, 1954, stellt fest, dass *Lacerta sicula campestris* über 500 m ü.M. selten angetroffen werde. Leider gibt er keine Lokalität bekannt. Als weitere Höhenangabe finden wir noch „Marciana-Marina (etwa 400 m)“ in MERTENS, 1955. Dazu muss folgendes festgestellt werden: Marciana-Marina liegt an der Küste (4—15 m ü.M.) und bildet den Hafenort des höher gelegenen Marciana (355 m). In der Umgebung von Marciana haben wir jedoch keine *Lacerta sicula campestris* feststellen können: der Biotop entspricht dort vor allem *Lacerta muralis colosii* und *Lacerta viridis fejérvàryi.* Der höchstgelegenste Ort, an dem wir die Ruinenechse feststellen konnten, war in einer jungen Pineta am Südhang des Monte Capanello (= 400 m ü.M.).

Ende Juli-Anfang August stellten wir zwei Grössen von Jungtieren fest: frisch geschlüpfte und solche mit einer Kopfrumpflänge von 35 mm, bei einer Schwanzlänge von 67 mm. Die Jungen sind graubraun und tragen weissliche bis schmutzig gelbe Längsstreifen. Leider gelang es uns nicht, soviel Material zusammenzubekommen, wie wir eigentlich gewünscht hätten:

Material: Elba: 14 Ex. 8 ♂ 5 ♀ 1 juv. (+ nicht gemessene) von 10 verschiedenen Fundorten, zu welchen noch 6 weitere in der Literatur erwähnte Fundorte kommen.

Monte Massoncello: 7 Ex. 4 ♂ 3 ♀

Die Biotope, in denen wir *Lacerta sicula campestris* feststellen konnten, lassen sich folgendermassen kurz charakterisieren:

Sandstrand (nie selber festgestellt, nach MERTENS, 1955)
Kulturland: Rebberge — Gärten — Getreide- bzw. Stoppelfelder
Siedlungsgebiet: Öden um Gebäude — Wegränder — Strassenborde (erdig, felsig, leicht bewachsen)
Pineta — Jungwuchs
Steppen: Gras trockenliebend — Gras feuchtliebend — sommertrockene Sumpfwiesen — Distelfelder
Steppen mit Einzelbüschen
Niederwuchs (Polster- und Kriechpflanzen) auf Öden
Macchie (bis brusthoch)

Wald (soweit kaum Unterholz vorhanden)
Waldränder
Waldschneisen

Das Zusammenleben verschiedener Formen im selben Biotop mit *Lacerta sicula campestris* liess sich feststellen. Trotz intensiver Bemühungen gelang es nicht, irgendwelche Hinweise auf die Biologische Rangordnung festzustellen.

Lacerta sicula campestris und *Lacerta muralis colosii*
vide Lacerta muralis colosii

Lacerta sicula campestris und *Lacerta viridis fejérvàryi*

auf Elba nirgends zusammen beobachtet. Dies erklärt sich aus den verschiedenen Biotopansprüchen, die diese zwei Echsenformen auf Elba stellen *(vide Lacerta viridis fejérvàryi)*
Gras- und Distelsteppe mit Einzelbüschen am Monte Massoncello

Lacerta sicula campestris und *Chalcides chalcides chalcides*

infolge der ziemlich ähnlichen Biotopansprüche sind beinahe überall, wo Erzschleichen auftreten, auch Ruineneidechsen festzustellen. An sechs (von neun) Erzschleichen-Fundorten beobachteten wir auch Ruineneidechsen.

Die Aktivität der Ruineneidechse entspricht ungefähr der der Mauereidechse. Morgens findet man etwa von acht Uhr an *Lacerta sicula campestris* im Freien, auch wenn ihr Lebensgebiet noch nicht von der Sonne erreicht wird. Je mehr die Sonne steigt, umso mehr verschwinden die Echsen und zwar — wie bei der Mauereidechse — zuerst die grössten und kräftigsten. So findet man gegen Mittag im besten Falle nur noch die allerkleinsten Individuen bei der Jagd oder beim Sonnen. Nachmittags kann man von drei Uhr an bereits wieder die ersten adulten Ruinenechsen im Schatten liegen sehen. Doch ihre zweite Hauptaktivitätsperiode des Tages fällt auf die Zeit abends kurz vor und nach Sonnenuntergang.

Das Fluchtverhalten von *Lacerta sicula campestris* unterscheidet sich deutlich von dem der Mauereidechse: In höchster Eile saust die Echse auf die nächste Deckung zu, meist ein Gras-, Distel- oder Macchiabusch, seltener eine Erdritze oder Felsspalte. Sehr beliebt sind als Fluchtorte steinhart getrocknete Erdschollen oder lose der Erde aufliegende Steine. Doch werden diese Unterschlupfe wirklich nur als Deckung benutzt, denn in den weitaus häufigsten Fällen verlässt die Echse das Versteck sofort auf einer andern Seite wieder, um dort weiter zu sonnen. Vielfach — und vor allem in sehr deckungs- und vegetationsarmem Gelände — rast die Echse unwahrscheinlich schnell 2—5 m weit, dreht sich unmittelbar bevor sie plötzlich stoppt um 90—180 Grad (und zwar schneller als das Auge es verfolgen kann), und flieht dann auf entsprechende Art und Weise jeweilen in

der Richtung, in die der Kopf zu liegen kommt weiter. Nicht selten kommt es dann vor, dass sie auf der zweiten oder dritten Fluchtetappe genau auf den Störefried zujagt.

Auf Elba bemerkt man, dass die Grundfarbe der *Lacerta sicula campestris* vermehrt goldbraun, graubraun oder gelblich gefärbt ist. Die grüne Farbe — bei Tieren aus dem nördlichen Italien oder von Korsika so leuchtend laubgrün — ist relativ selten vertreten, und auch dann meist grau, weiss oder braun getönt.

Schon bei den Tieren vom Monte Massoncello tritt die grüne Grundfarbe wieder mehr in den Vordergrund. Neben den vereinzelt auftretenden, typisch leuchtend laubgrün gefärbten Tieren sind fahl graugrüne Exemplare sehr häufig.

Beim Vergleich verschiedener Populationen auf der Insel Elba untereinander und im gesamten mit der Population auf dem Monte Massoncello liessen sich bemerkenswerte Unterschiede feststellen. Diese berechtigen keineswegs zu subspecifischen Trennungen, lassen aber bei Hinzuziehen einiger Daten, die TADDEI (1949b, 1952), gibt, das Vorhandensein von Clines vermuten: (Daten TADDEI's in Klammern, E = Elba, MM = Monte Massoncello):

Dorsalia

1. auf Elba grössere Streuung: E = 55—65; MM = 56—62, (Toscana: 48—64, ohne Florenz: 51-63)
2. auf Elba höhere Werte (Cline): E = ⌀ 60,6; MM = ⌀ 58,4, (Romagna: 56—60, Liguria, Venezia, Emilia: 54—59, Typus von Verona: 56, Piemonte: 51—54)
3. auf Elba Sexualdimorphismus: ♂ im Durschchnitt höhere Werte als ♀.
   E = ⌀♂ 62,4, E = ⌀♀ 57,2; E = ♂ 59—65, E = ♀ 55—60
   Bei Tieren vom gleichen Fundort sind keine Ueberschneidungen feststellbar.
   Am Monte Massoncello kaum Sexualdimorphismus: MM = ⌀♂ 58,5, MM = ⌀♀ 58,3.

Supratemporalia

auf Elba Tendenz zur Verminderung der Anzahl: E = 2—6, ⌀ 3,64, MM = 3—6, ⌀ 4,5.

Ventralia

1. Sexualdimorphismus an allen Fundorten: ♂ absolut und im Durchschnitt niederere Werte als ♀. Grenzwert: 26—27.
   ♂ = 22—26; E = ⌀♂ 23,65, MM = ⌀♂ 25 ; (Toscana: 23—29)
   ♀ = 27—29; E = ⌀♀ 27,4 , MM = ⌀♀ 27,7
2. Werte von Westen nach Osten leicht ansteigend bei einem Maximum am Monte Massoncello: Gruppiert man die Durchschnittswerte von ♂ nach ihren Fundorten (Nummer in Klammer) ergibt sich ein Hinweis auf einen West-Ost gerichteten Cline:
   E (57) = 23, E (58) = 24, E (1) = 24,3, MM (32) = 25

Collaria

Keine Unterschiede hinsichtlich Geschlecht und Fundort feststellbar:
9—11; 9 bei 28,6%, 10 bei 52,4%, 11 bei 19%; (Toscana: 8—13)

Gularia

Keine Unterschiede hinsichtlich Geschlecht und Fundort feststellbar:
E = 22—29, ⌀ 26,8; MM = 24—29, ⌀ 26,15; (Toscana: 21—31)

Femoralporen

1. auf Elba niederere Werte und geringere Streuung:
   E = 17—22, ⌀ 19,55; MM = 18—24, ⌀ 20,6; (Toscana: 14—23)
2. auf Elba von Osten gegen Westen ansteigende Werte = Cline (Fundort-Nummern in Klammer):
   ⌀E: (1) = 18,9, (33) = 19,5, (58) = 19,5, (13) = 20,5, (57) = 20

Bemerkenswert dazu ist der Durschchnittswert der Population vom Monte Massoncello, der östlich von Elba auf dem Festland liegt: ⌀MM: 20,6

Lamellen der 4. Zehen

Keine Unterschiede hinsichtlich Geschlecht und Fundort feststellbar:
E = 23—32, ⌀ 27,5; MM = 24—30, ⌀ 27,35, (Toscana: 24—33)

Schuppenreihen zwischen Supratemporalia und Massetericum

1. auf Elba Tendenz zur Verminderung der Trennreihen-Anzahl: ⌀E = 0,465 Reihen ⌀MM = 1,23 Reihen.
   E = 0 Reihen haben 57,2%, 1 Reihe haben 39,3%, 2 Reihen haben 3,5%
   MM = 0 Reihen haben 14,6%, 1 Reihe haben 50,0%, 2 Reihen haben 35,4%
2. auf Elba von Westen gegen Osten deutliche Zunahme der Trennreihenzahl = Cline:
   Fundort Nr. 57 = 0 Reihen haben 70%, 1 Reihe haben 30%, 2 Reihen haben 0%; ⌀ = 0,3 Reihen
   Fundort Nr. 58 = 0 Reihen haben 50%, 1 Reihe haben 50%, 2 Reihen haben 0%; ⌀ = 0,5 Reihen
   Fundort Nr. 1 = 0 Reihen haben 30%, 1 Reihe haben 60%, 2 Reihen haben 10%; ⌀ = 0,8 Reihen

   Man vergleiche hiezu die Werte vom Monte Massoncello (unter 1.) ,die vermuten lassen, dass sich der Cline eventuell auch auf dem Festland weiter verfolgen lässt.

Massetericum: Grösse im Vergleich zur Augengrösse

1. Grösse des *Massetericums* auf Elba konstant:
   E = 1/4—1/1 der Augengrösse, MM = 1/8—1½ der Augengrösse
2. auf Elba geringere Tendenz zur Aufteilung des *Massetericums* trotz dessen Grösse:
   E = ganz: 96,4%, aufgeteilt: 3,6%; ⌀ Grösse: 0,550 (Auge = 1)
   MM = ganz: 85,7%, aufgeteilt: 14,3%; ⌀ Grösse: 0,472 (Auge = 1)
3. am Monte Massoncello schwacher Sexualdimorphismus: ♂ relativ grössere *Masseter* als ♀
   MM: 1½ = ♂ = 7,15%, 1/1 = ♂ = 7,15%, ½ = ♂ = 42,80%
   1/3 = ♀ = 7,15%, 1/4 = ♀ = 7,15%, 1/8 = ♀ = 28,60%

Kopflänge (Pileus) : Kopfhöhe (Auge) = Index KL : KH

1. *Lacerta sicula campestris* hat relativ höhern Kopf als *Lacerta muralis colosii*:
   L.s.c. = pyramidocephal: Kopflänge = 17,2 mm, Kopfhöhe = 8,0 mm, Index = 2,15

L.m.c. = platycephal : Kopflänge = 17,2 mm, Kopfhöhe = 7,4 mm,
Index = 2,32

2. auf Elba finden sich relativ höhere Köpfe als auf dem Festland:
E : ♂ Nr. 17 = Kopflänge = 17 mm, Kopfhöhe = 8,1 mm
MM: ♂ Nr. 25 = Kopflänge = 17 mm, Kopfhöhe = 7,6 mm
Index: E = 2,01—2,24, ⌀ 2,14; MM = 2,15—2,29, ⌀ 2,23

3. von Osten gegen Westen werden die Köpfe relativ höher = Cline (Fundort Nummer in Klammer):
Index ⌀♂: MM = 2,23; E = (1) = 2,12, (58) = 2,135, (57) = 2,095

Kopflänge (Pileus) : Kopfbreite (Auge) = Index KL : KB

Sexualdimorphismus an allen Fundorten: Köpfe der ♂ doppelt so lang wie breit, Köpfe der ♀ weniger als doppelt so lang wie breit:
E: ⌀♂ = 2,07, ⌀♀ = 1,89; MM: ⌀♂ = 2,05, ⌀♀ = 1,89

Kopfbreite (Auge) : Kopfhöhe (Auge) = Index KB : KH

1. Sexualdimorphismus an allen Fundorten: Köpfe der ♂ höher als die der ♀. Jungtiere haben flache Köpfe:
⌀♂ = 1,045, ⌀♀ = 1,17, juv = 1,17 (1 Ex.)

2. auf Elba relativ höhere Köpfe als auf dem Festland (vergl. KL: KH):
E ⌀ = 1,08; MM ⌀ = 1,13

3. von Osten gegen Westen werden die Köpfe relativ höher = Cline (vergl. KL: KH, Fundort Nummer in Klammer)
⌀♂: E (57) = 0,992, E (58) = 1,0265, E (1) = 1,018; MM = 1,09

Kopflänge (Pileus) : Frontallänge = Index KL : Fr

1. Sexualdimorphismus an allen Fundorten: ♀ haben die relativ grössern *Frontalia* bei relativ kürzern Köpfen (vergl. KRL: KL).
⌀♂ = 3,37, ⌀♀ = 3,14

2. auf Elba relativ kürzere Frontalia bei längern Köpfen (vergl. RL: KL)
E: ⌀♂ = 3,38, ⌀♀ = 3,15, ⌀ = 3,30; MM: ⌀♂ = 3,34, ⌀♀ = 3,12, ⌀ = 3,24

3. auf Elba von Osten gegen Westen relativ kürzere Frontalia = Cline, (Fundort Nummer in Klammern):
⌀♂: MM = 3,34; E (1) = 3,25, E (58) = 3,26, E (57) = 3,54

Frontallänge : Distanz vom Frontale-Vorderrand zur Schnauzenspitze = Index Fr : FR

1. *Frontale* meist kleiner als seine Distanz zur Schnauzenspitze (Norditalien: Frontale gleich oder wenig länger als..., TADDEI, 1952)
Frontale so lang wie die Distanz zur Schnauzenspitze haben 3 Ex. = 14,3%
Frontale kleiner als die Distanz zur Schnauzenspitze haben 18 Ex. = 85,7%

2. *auf Elba Tendenz zu relativ kürzern Frontalschildern:*
Frontale so lang wie Distanz zur Schnauzenspitze haben: E = 1 Ex. = 7,15%
MM = 2 Ex. = 28,5%
Frontale kürzer als seine Distanz zur Schnauzenspitze haben: E = 13 Ex. = 92,85%
MM = 5 Ex. = 71,5%

Index ⌀: E = 0,883, MM = 0,94

3. von Osten gegen Westen eine Tendenz zur relativen Verkürzung des *Frontale* = Cline (Fundortnummer in Klammer)
Index ⌀ :MM = 0,94; E (1) = 0,89, E (58) = 0,89, E (57) = 0,84

Rumpflänge : Kopflänge (Pileus) = Index RL : KL

1. Sexualdimorphismus an allen Fundorten: ♀ haben relativ kürzere Köpfe als ♂
⌀♂ = 3,08, ⌀♀ = 3,83
2. auf Elba Tendenz zu relativ längern Köpfen
E: ⌀♂ = 3,06, ⌀♀ = 3,80, ⌀ = 3,33; MM: ⌀♂ = 3,12, ⌀♀ = 3,87, ⌀ = 3,44

Schwanzlänge : Kopfrumpflänge = Index SL : KRL

1. *Lacerta sicula campestris* ist kurzschwänziger als *Lacerta muralis colosii:*
Index ⌀♂: *L.s.c.* = 1,975; *L.m.c.* = 2,10
2. Sexualdimorphismus an allen Fundorten: ♂ sind langschwänziger als ♀
Index ⌀♂ = 1,975, ⌀♀ = 1,685

Unverletzte Schwänze

♂ haben 100% unverletzte Schwänze
♀ haben 50% unverletzte Schwänze

Lacerta sicula tyrrhenica Mertens

Cerboli: Nähere Angaben über dieses unbewohnte Eiland finden sich unter *Phyllodactylus europaeus.*

Von dieser Insel sind bis heute nur 5 Lacerten untersucht worden, die Taddei, 1949, als *Lacerta sicula cerbolensis* beschrieb, die aber von Mertens 1949, mit seiner 1932 von den Inseln Giglio, Giannutri, Capraia beschriebenen *L.s.tyrrhenica* synonymisiert wurden.

Wir hatten insofern Pech, als wir die Insel um 14 h erreichten, dass bereits eine Gruppe Florentiner Studenten unter Prof. Lanza seit 7 h morgens auf der Insel dem Reptilienfang obgelegen hatte. Sie hatten dabei neben *Phyllodactylus* zwei *Lacerta sicula tyrrhenica* fangen können. Zwei weitere waren ihnen entwischt. Diese liessen sich den ganzen Tag über nicht wieder blicken.

Dennoch hatte ich Glück: Ich fand ein männliches Exemplar dieser prachtvollen Echse auf einem Steinblock, der in einer ca. 2 m vertieften, durch die Fundamente eines eingestürzten Gebäudes gebildeten Grube lag. Der Stein war von einem Busch völlig überwuchert. Die Echse jedoch gar nicht scheu. In der gleichen Grube fand ich *Phyllodactylus*, *Euscorpius*, div. *Julidae* und leere Schneckenhäuschen.

Lacerta sicula tyrrhenica ist allem Anschein nach auf der Insel Cerboli äusserst selten, wenn nicht sogar am Aussterben. Mit diesem Fund erhöht sich die Anzahl der von Cerboli bekannten Echsen auf 8. In der Folge soll das Tier, ein Männchen, beschrieben werden (L = Länge, B = Breite, l = links, r = rechts)

Kopflänge: 17,2 mm
Kopfbreite (Max./Auge/Nase): 10,3/8/3,3 mm
Kopfhöhe (Auge): 7,9 mm

Kopf/Rumpflänge: 74 mm
Schwanzlänge: 162 mm
Dorsalia: 61
Ventralia: 26
Collaria: 11
Gularia: 27
Femoralporen l/r: 22/22
4. Zehen-Lamellen l/r: 29/33
Supraciliarkörner: l/r 10/11
Frontale L/B: 4,8/3,1 mm
Dist. Front./Rostr.: 5,7 mm
Parietale L/B: 5,7/3,6 mm
Supratemporalia: l/r: 3/3
Supralabialia vor Auge l/r: 4/4
Trennreihen Masset./Supratemp: l/r: 1/1
Massetergrösse zu Auge: l/r: 1/3 / 1/3
Internasalia/Rostrale: durch Linie getrennt

Färbung:

Pileus: uni hellbraun, Supralabialia leuchtend hellgrün
Dorsal: uni olivgrün, rötlichbraunes Vertebralband
Lateral: uni olivgrün, ventral- und caudalwärts bräunlicher werdend
Ventral: uni weiss, äusserste Reihe der Schilder beidseits mit caudal blauen Ecken
Gular: uni weiss, Sublabialia bläulichgrün (kein einziges von 39 untersuchten *L.s. tyrrhenica* von der Insel Giglio zeigte bläuliche Sublabialia !)
Gliedmassen: uni beigebraun; je 1 hellblauer, ungerahmter, kleiner (∅ ca 1 mm) Achselocellus jederseits.

Lacerta sicula ssp. incerta

PALMAJOLA: MERTENS, 1932, beschrieb drei eindeutige *Lacerta sicula* (von TADDEI, 1949a, als *L.muralis* betrachtet) aus dem Genueser Museum, die 1915 von P. Falanca gefangen worden waren.

Während unseres Aufenthaltes auf der Insel haben wir speziell auf *Lacerta sicula* geachtet und auch, soweit überhaupt zugänglich, jeden Ort der Insel besucht. Wir sahen sehr viele Eidechsen (vergl. *Lacerta muralis colosii*). Aber alles waren typische *Lacerta muralis baldasseronii.*

Wir kamen zu der Überzeugung, dass es heute mit grösster Wahrscheinlichkeit auf dieser kleinen Insel keine *Lacerta sicula* mehr gibt.

MERTENS, 1949, betrachtet diese drei Echsen von Palmajola als Vertreter der *Lacerta sicula tyrrhenica.* Wenn es sich nicht überhaupt um eine Fundortverwechslung handelt, dürfte diese Echsenrasse auf Palmajola seit 1915 ausgestorben sein, wie das nun von andern Inseln bekannt geworden ist (MERTENS, 1965, 1966) und wie es auch die Verhältnisse, die wir auf der benachbarten Insel Cerboli antrafen, nicht ausgeschlossen erscheinen lassen. Obwohl im zweiten Fall sich die berechtigte Frage erhebt, weshalb *Lac. mur. badasseronii* sich halten konnte.

Lacerta muralis ssp. incerta

Zwei adulte Tiere erwähnt TADDEI, 1949a, von „Lo Scoglietto" bei Elba Vermutlich handelt es sich um die so benannte Insel, die Portoferraio im Norden vorgelagert ist, und von der schon *Phyllodactylus* erwähnt wird (GIGLIOLI, 1879). Es existieren jedoch noch weitere, Elbas Küsten vorgelagerte Felsklippen, die Scoglietto genannt werden.

Nach den Erfahrungen auf Topi und Ortano dürfte es sich bei diesen Mauereidechsen sehr wahrscheinlich um *Lacerta muralis colosii* handeln.

Lacerta viridis fejérváryi Vasvari

Die grosse grüne Smaragdeidechse, sonst in Italien häufig zu sehen, ist auf Elba nur schwierig auszumachen. Nur wenige Exemplare werden von Elba erwähnt: 7 Exemplare von TADDEI, 1950 und 6 Exemplare von MERTENS, 1955 Leider führt TADDEI die Elba-Tiere nicht gesondert auf, sondern nur in Zusammenhang mit seiner mittelitalienischen Rasse *Lacerta viridis italica* (= Synonym zu *Lacerta viridis fejérváryi*). Dazu kommen nun noch 6 Exemplare, die wir auf Elba fingen.

Auf dem Monte Massoncello hatten wir mehr Glück. Obwohl unser Aufenthalt dort gegenüber der Zeit, die wir auf Elba sammelten, äusserst kurz bemessen war, gelang es uns doch, eine grössere Serie von Smaragdeidechsen zu bekommen Obgleich dieser Berg der Tyrrhenis zuzurechnen ist, unterscheiden sich die Populationen vom Monte Massoncello von denen von Elba in einiger Hinsicht. Deshalb erscheint es mir angebracht, die Smaragdeidechsen vom Monte Massoncello mit denen von Elba zu vergleichen. Dabei werden die von MERTENS, 1955, gegebenen Daten mitverarbeitet.

E = Elba, MM = Monte Massoncello, Werte von TADDEI, 1950 für seine *Lacerta viridis italica* in Klammern.

Fundorte :

E : 17, davon 13 neu und 4 aus MERTENS, 1955.
MM: 2, davon 1 neu und 1 aus LANKES, 1913.

Material :

E : 6 Exemplare neu (2♂, 4♀) und 6 Exemplare aus MERTENS, 1955 (2♂, 4♀)
MM: 12 Exemplare neu (7♂, 4♀, 1♂ juv.).

Allgemeine Beobachtungen :

E: 1. nicht häufig, 2. geringe Dichte, 3. sehr eng begrenzte Biotopansprüche 4. kaum ohne Deckung sichtbar.

MM: 1. sehr häufig, 2. grosse Dichte, 3. sehr weitgespannte Biotopansprüche 4. häufig ohne Deckung sichtbar.

Biotop :

E: Ueberhaupt nur in dichtester Vegetation zu finden: 1. dichtes Unterholz und Randgebiete von Wäldern, 2. Macchie, 3. dicht verwachsene Wegränder, 4. dichte Ufervegetation von Bachläufen und Bewässerungsgräben, 5. verwachsene Oeden, 6. überwucherte Mauern.

MM: Eigentlich überall zu finden, jedoch ausgesprochen seltener, sobald die Vegetation sehr dicht wird: 1. lockeres Unterholz im Wald und an Waldrändern, 2. lichte Macchie, 3. Wegränder, auch wenn sie nur grasbestanden sind, 4. Ufergebüsche von Bachläufen, 5. Feldränder, 6. Einzelbüsche in Feld und Steppe.

Aktivität :

E: Wird nur frühmorgens und spätnachmittags beim Sonnen im direkten Sonnenlicht angetroffen. Bleibt jedoch auch dabei in Deckung von Buschwerk, indem sie winzigste Sonnenflecke aufsucht.

MM: Hält sich bis gegen Mittag in der direkten Sonne auf und zieht sich nur über die ärgste Hitze bis gegen 15 h in den Schatten zurück. Dabei entfernt sie sich häufig weit vom deckenden Buschwerk (ca 10 m) und sonnst selbst in offenen Stoppelfeldern.

erhalten :

E: Die Echsen sind unwahrscheinlich scheu und misstrauisch (vergl. LANKES, 1913) und fliehen einen sich nähernden Menschen beriets auf 10—5 m Distanz. Die Flucht führt sofort weit ins dichte Gestrüpp hinein (bis 10 m). Nach der Störung wagt sich das Tier sehr lange Zeit nicht mehr hervor.

MM: Furchtlos lassen die wenig scheuen Echsen den Menschen bis auf rund einen Meter an sich herankommen. Meist fliehen sie nicht eigentlich, sondern weichen eher aus, indem sie sich um einen bis zwei Meter verschieben und dort gleich weitersonnen. Selbst eine gejagte Echse trifft man bereits nach fünf Minuten wieder beim Sonnenbad.

iocönose :

E: mit *Lacerta muralis colosii* (siehe daselbst), 2. weder mit *Lacerta sicula campestris* noch mit *Chalcides chalcides chalcides* beobachtet.

MM: 1. mit *Lacerta muralis colosii* (siehe daselbst), 2. mit *Lacerta sicula campestris* (siehe daselbst), 3. mit *Chalcides chalcides chalcides :* in mit einzeln stehenden Büschen bestandenen Gras- und Distelsteppen.

ärbung :

In dieser Hinsicht stellten wir keine Unterschiede zwischen den Populationen fest. inzig semiadulte Weibchen waren von Elba rostbraun mit weissen Streifen, während e auf dem Monte Massoncello weisse Streifen auf graubraunem Grund trugen. Adulte iere zeigten auch keinen Geschlechtsdimorphismus. Die Grundfarbe variierte von hell ubgrün über gelbgrün zu grasgrün. Die folgenden verschiedenen Zeichnungsbilder onnten festgestellt werden: 1. mit oder ohne unregelmässig geformte und verteilte hwarze Flecken (mit einem maximalen Durchmesser von 5 mm). 2. mit oder ohne lbe oder weisse Streifenfragmente, die Reste der Jugendzeichnung darstellen. Diese Streifenfragmente können mit oder ohne dunkle (schwarz bis rotbraun) Einssung sein. 4. Schwarzes Streupigment, wie zum Beispiel bei Tessiner Tieren der

Stammform, tritt sehr selten auf. 5. Sehr alte Tiere beiderlei Geschlechts sind häufig einfarbig grün. — Die normalerweise einfarbig weissliche oder gelbliche Kehle kann ausnahmsweise seitlich intensiv grünblau schillern.

Der Bauch ist gelb bis weissgelb, einfarbig, jedoch medial meist heller.

Gularia:

Bei beiden Populationen ist die Zahl mehr oder weniger identisch. (17/20—21/23)
E: 16—24, ⌀ 19,9; MM: 16—21, ⌀ 19

Collaria:

1. Bei beiden Populationen ist die Zahl mehr oder weniger identisch. (7/9/12)
   E: 7—9, ⌀ 7,83; MM: 7—10, ⌀ 8,43
2. Vielleicht ein schwacher Sexualdimorphismus vorhanden: ♀ höhere Werte als ♂
   E: ⌀♂ 7, ⌀♀ 8,25; MM: ⌀♂ 8,38, ⌀♀ 8,5

Dorsalia:

Praktisch die gleichen Werte bei beiden Populationen, obwohl man die minim höhern Werte für Elba nicht ausser Acht lassen darf. (40/45—48/52).
E: 45—52; ⌀ 47,6; MM: 44—51, ⌀ 46,8

Ventralia:

1. Auf Elba im Durschschnitt die niedereren Werte. (23/27—28/29)
   E : ♂ 26—27, ⌀ 26,5; ♀ 28—31, ⌀ 28,8; Grenzwert: 27/28
   MM: ♂ 26—29, ⌀ 27,1; ♀ 28—31, ⌀ 29,2; Ueberschneidung: 28—29.
2. Bei beiden Populationen normaler Sexualdimorphismus, wobei die Weibchen di höhern Werte aufweisen. Auf Elba Trennung der Werte beider Geschlechter, an Monte Massoncello jedoch schwache Ueberschneidung.

Grösse des Massetericums im Vergleich zur Augengrösse:

1. Auf Elba ist die Ausbildung des *Massetericums* recht konstant. Es ist immer vor handen. Bei 50% der untersuchten Tiere beträgt seine Grösse ½, bei den restliche 50% jedoch 1/1 des Auges. Das ergibt eine Durchschnittsgrösse von 0,75 (Auge = 1)
2. Am Monte Massoncello ist die Ausbildung des *Massetericums* sehr variabe Ausserdem lässt sich eine Tendenz zur Verkleinerung dieses Kopfschildes fest stellen. Zweimal fehlt das *Massetericums*, was 8,35% der untersuchten Fäll entspricht. Die Grösse schwankt zwischen 1/4 bis 1/1 der Augengrösse. 1/1 habe 20,8%, ½ haben 50% (zusammen also nur 70,8%). Die restlichen 20,85% habe kleinere Schilder als bei sämtlichen Elbatieren festgestellt werden konnte, nämlich 1/3 haben 12,5%, 1/4 haben 8,35%. Das ergibt eine Durchschnittsgrösse von 0,5 (Auge = 1).

Trennreihen zwischen Masseterícum und Supratemporalia:

Auf Elba treten keine Trennreihen auf, während auf dem Monte Massoncello run ein Fünftel der untersuchten Tiere eine Trennreihe aufweist. Die genaue Verteilung i

1. ohne Trennreihen = 17 × = 70,8%. 2. mit 1 Trennreihe = 5 × = 20,8%
3. ohne *Massetericum* = 2 × = 8,4%.

Postnasalia :

1. Auf Elba ausserordentlich variabel hinsichtlich Anordnung und Zahl. Bestimmt sind diese Schilder bei 36,4% unregelmässig (ev. sogar bei mehr: MERTENS, 1955). 5 × einfach = 22,8%. — 7 × doppelt (MERTENS) = 31,8%. — 7 × doppelt regelmässig = 31,8%. — 1 × doppelt unregelmässig = 4,5%. — 2 × dreigeteilt = 9,1%.
2. Am Monte Massoncello sehr konstant hinsichtlich Anordnung und Zahl. Wir stellen 24 × doppelt regelmässig fest = 100%.

Lamellen der 4. Zehen :

1. Auf Elba niederere Werte. (24/27—28/29)
   E: 24—27, ∅ 25,6; MM: 23—30, ∅ 27
2. Bei beiden Populationen kann ein minimaler Geschlechtsdimorphismus festgestellt werden. Allerdings bei beiden ein verschiedener:

   Auf Elba haben die ♀ im Durchschnitt niederere Werte als die ♂, jedoch eine grössere Streuung als diese. ♀ = 24—27, ∅ 25,4; ♂ = 26—27, ∅ 26,4.

   Auf dem Monte Massoncello haben die ♀ im Durchschnitt höhere Werte, dafür aber eine kleinere Streuung als die ♂. ♀ = 25—30, ∅ 27,8; ♂ = 23—30, ∅ 26,7.

Femoralporen :

1. Auf Elba im Durchschnitt niederere Werte. (15/17—18/20)
   E: 15—19, ∅ 16,87; MM: 15—20, ∅ 17,9
2. Bei Aufteilung auf verschiedene Fundortsgruppen ergibt sich ein schwacher Cline mit einer Zunahme von Osten gegen Westen. Interessant ist, dass auch hier das Phænomen auftritt, das bereits bei *Lacerta sicula campestris* festgestellt werden konnte: Die Festlandpopulation ist von der Ost-Elbas viel stärker verschieden als von der aus dem Westen der Insel ! (Fundortnummern in Klammern).
   MM: ∅ 17,9; E: NE (5) = ∅ 15,5, Zentrum SE (10,4) = 16, Zentrum SW (40, 26,57) = 16,8, NW (28,9,42,15 ?) = 17,18.

Schwanzlänge : Kopfrumpflänge = Index SL : KRL

Die Tiere von Elba sind im Durchschnitt kurzschwänzig, die vom Monte Massoncello langschwänzig: E: 1,7—2,7, ∅ 2,1; MM: 2,04—2,74, ∅ 2,55.

Möglicherweise liesse sich bei grösserem Material am Monte Massoncello eine Abhängigkeit der relativen Schwanzlänge von der Meereshöhe feststellen: 1 Ex. von ca 180 m H. = 2,04, 6 Ex. vom Bergfuss = 2,4—2,74.

MERTENS, 1955, erachtet eine Abhängigkeit der relativen Schwanzlänge von der Meereshöhe auf Elba als wahrscheinlich. Unter Einbeziehung seiner Werte ergeben sich folgende Tabellen:

gegliedert nach Höhe:

Fundort	Höhe	Sex.	Index
Nr. 40	11 m	♀	2,54
57	19 m	♂	2,30
10	150 m	♂	2,17
42	200 m	♀	2,50
42	200 m	♀	2,70

gegliedert nach Himmelsrichtung und Höhe:

Fundort	Höhe	Sex.	Index	Bemerkung
Nr. 5	220 m	♀	2,00	Osten
10	150 m	♂	2,17	»
57	19 m	♂	2,30	»
40	11 m	♀	2,54	»
13	? m	♀	2,53	»

5	220 m	♀	2,00	42	200 m	♀	2,50	Bergfuss des
15	250 m	♂	2,70 !	42	200 m	♀	2,70	Mte Capanne =
42	600 m	♀	1,70	15	250 m	♂	2,70	Westen
9	650 m	♀	2,00	42	600 m	♀	1,70	Westen
28	700 m	♂	2,10	9	650 m	♀	2,00	»
				28	700 m	♂	2,10	»

Daraus ergibt sich: Die relative Schwanzlänge der Elba-Smaragdeidechse nimmt mehr oder weniger unabhängig von der Meereshöhe von Osten nach Westen zu und zwar bis und mit dem Nordabhang des Monte Capanne. Leider fehlen Stücke vom Westfuss des Capanne-Massives. Ueber 600 Meter über Meer leben am Monte Capanne extrem kurzschwänzige Tiere.

Palmajola

Taddei, 1950, erwähnt eine männliche Smaragdeidechse *(Lacerta viridis italica = Lacerta viridis fejérváryi)* von Palmajola, welche dort während der Kreuzfahrt der Corinna am 15. 8. 1877 gefangen worden sein soll.

Es ist dies die einzige Smaragdeidechse, die von dieser, allerdings nur selten besuchten Insel bekannt ist.

Obwohl diese grossen, auffälligen Eidechsen eigentlich kaum zu übersehen sind, entdeckten wir während unserer intensiven Suche auf der Insel Palmajola nicht **eine** Smaragdeidechse. Meiner Überzeugung nach handelt es sich bei dem fraglichen Tier um eine Fundortverwechslung. Die Smaragdeidechse ist also bis auf weiteres von der Faunenliste Palmajolas zu streichen.

*

Damit sind meine Untersuchungen über die Herpetofauna dieser toskanischen Gebiete vorläufig beendet. Es bleibt mir nur noch die angenehme Pflicht an dieser Stelle meinen Begleitern, L. Diethelm, H. Martin, S. Martin, für ihre wertvolle Hilfe meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

V. VERZEICHNIS DER GEFUNDENEN, DER NICHT GEFUNDENEN UND DER FRAGLICHEN FORMEN

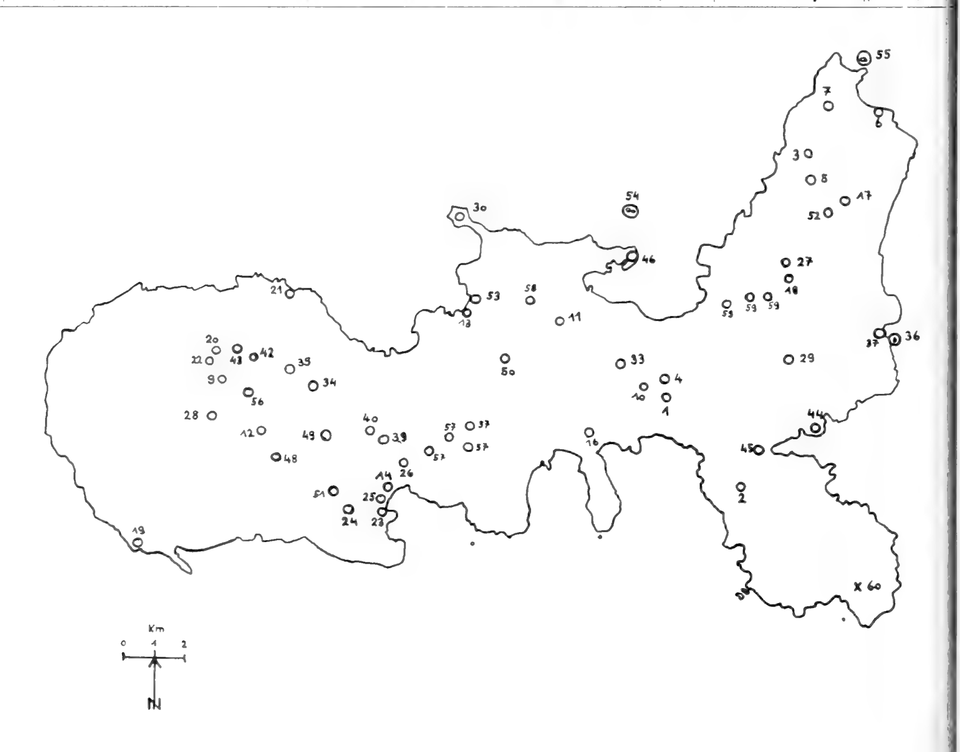
Die Nummern korrespondieren mit dem Fundortverzeichnis und der Karte. Die Abkürzungen bedeuten: *Bbs* = *Bufo bufo spinosus*, *Bvv* = *Bufo viridis viridis*, *Has* = *Hyla arborea sarda*, *Re* = *Rana esculenta*, *Htt* = *Hemidactylus turcicus turcicus* *Tmm* = *Tarentola mauritanica mauritanica*, *Pe* = *Phyllodactylus europaeus*, *Lmc* = *Lacerta muralis colosii*, *Lmb* = *Lacerta muralis baldasseronii*, *Lsc* =

Lacerta sicula campestris, Lst = Lacerta sicula tyrrhenica, Lvf = Lacerta viridis fejérváryi, Ccc = Chalcides chalcides chalcides, Cvv = Coluber viridiflavus viridiflavus, Caa = Coronella austriaca austriaca, Nnh = Natrix natrix helvetica, Vaa = Vipera aspis aspis, Thr = Testudo hermanni robertmertensi, Cac = Caretta caretta caretta, El = Elaphe longissima.

Die Symbole stehen für: + = aus der Literatur, +* = von uns an bereits aus der Literatur bekanntem Ort gefunden, * = hier erstmals für diesen Ort erwähnt, ** = Erstnachweis für Insel, ? = von uns an dem aus der Literatur bekannten Ort nicht gefunden, fraglich ob heute noch vorkommend, ( ) = vermutlich.

3bs	Bvv	Has	Re	Htt	Tmm	Pe	Lmc	Lmb	Lsc	Lst	Lvf	Ccc	Caa	Nnh	Cvv	Vaa	Thr	Cac	El
					*		*		*		*	*			*				Vorkommen auf Elba (von SOCHUREK, 1954, als sicher angenommen) bis heute nicht belegt
							+												
					*		*				*				*				
							*		*		*								
							*				*								
							*		*						*				
		*			*		*												
						+*				+*									
							+				+								
		*	*		*		*		*		*								
							*												
							*												
							*		*		*								
	+																		
											+								
							+												
					*		*				*	*							
							*				*	*							
				*	*		*				*	*			*				
							+						+						
							+		+										
							+												
					+				+					+			+?	+	
					*														
									+										
							*				*								
							*		*			*			*				
+							+				+								
		*					*								*				
				*	*		*								*				
							+												
*							*		*		*	*			*		*		
					*		*		*		*	*			*				
							+*					*	*						
							*				*					+			

Nr.	Bbs	Bvv	Has	Re	Htt	Tmm	Pe	Lmc	Lmb	Lsc	Lst	Lvf	Ccc	Caa	Nnh	Cvv	Vaa	Thr	C
36.								**											
37.								*											
38.					**		+*		+*		+?	+?							
39.			+			+		+		+									
40.								*		*		*				*			
41.								+		+		+				+			
42.	+							+				+		+		+	+		
43.								+								+			
44.								+		+			+		+				
45.				+				+											
46.										+			+	+	+	+			
47.								+											
48.						*		*											
49.						*		*											
50.														+					
51.				*		*		*											
52.						*		*											
53.	*																		
54.							+	(+)											
55.							+*	**											
56.								*				*							
57.	*					*		*		*		*	*		*	*			
58.						*		*		*		*	*						
59.						*		*		*									



VI. FUNDORTVERZEICHNIS

Die Nummern korrespondieren mit dem Kärtchen und dem Verzeichnis der gefundenen Amphibien und Reptilien.

1.	Campo del Pero	69
2.	Capoliveri (Strasse von Mola Ponte nach)	5—150
3.	Casa Colli (Umgebung)	50—175
4.	Casa Marchetti	50
5.	Casa Nardelli (Umgebung)	175—220
6.	Cavo-Süd (Fuss des Monte Paffe)	5—20
7.	Cavo-West	50
8.	Cerboli (Insel), nicht auf Karte	
9.	Cerbone (SW von Poggio)	650
10.	Fosso dei Catenacci	50—150
11.	Fosso Madonnina (Abzweigung der Strasse nach Foci)	12
12.	Fosso San Francesco (Überbrückung durch Strasse zum Mte Perone)	577
13.	Golfo della Biodola	Küste
14.	Golfo di Campo	10
15.	Lacchio (nicht gefunden: ev. Lavachio ?)	250
16.	Lacona (Colle Reciso)	30
17.	La Parata (Strasse bis San Quirico)	242—208
18.	Le Panche	295—327
19.	Le Tombe (W von Fetovaia)	87
20.	Marciana	460
21.	Marciana Marina	Küste
22.	Marciana (oberhalb)	ca. 500
23.	Marina di Campo (nicht Campo Marina, Auct.)	Küste
24.	Marina di Campo (Strasse nach San Piero in Campo)	50—200
25.	Marina di Campo — N	10
26.	Marina di Campo (Flugplatz)	6
27.	Monte Capanello (S-Hang)	300—496
28.	Monte Capanne	bis 1018
29.	Monte Castello (Madonna di Monserrato)	100—140
30.	Monte Enfola (Süd- und Südosthang)	40—135
31.	Monte Massoncello (MÜLLER), nicht auf Karte	ohne Angabe
32.	Monte Massoncello (NE-Hang, südlich und südöstlich Populonia), nicht auf Karte	5—200
33.	Monte Orello (NE-Hang)	130—140
34.	Monte Perone (Gipfelregion)	630

35.	Monte Perone (Nordhang, Vivaio — Valle Nivera)	bis 600
36.	Ortano (Isolotto d')	2—22
37.	Ortano (Spiaggia d')	0—90
38.	Palmajola (Insel), nicht auf Karte	
39.	Pila	11
40.	Pila (NW, Oberlauf des Fosso della Pila)	11—20
41.	Piombino (Festland), nicht auf Karte	Küste
42.	Poggio	500
43.	Poggio — Marciana	600
44.	Porto Azurro	Küste
45.	Porto Azurro (Mola Ponte)	5
46.	Portoferraio	5—46
47.	Portoferraio (Grigolo), nicht auf Karte	Küste
48.	San Giovanni (ob San Piero in Campo)	400
49.	San Ilario in Campo	190
50.	San Martino	75
51.	San Piero in Campo (Brücke unterhalb)	91
52.	San Quirico (Strasse bis La Parata)	208—242
53.	Scaglieri und Capo Balestrini	Küste
54.	Scoglietto (b/Portoferraio)	
55.	Topi (Isola di)	5—40
56.	Valle della Nivera (b/Marciana/Poggio)	215—430—750
57.	Valle Filetto (+ Casa Filetto, beide Taläste)	19—170
58.	Valle Lazzaro	30—60
59.	Volterraio (Strasse von Küste bis)	bis 286
60.	ca. 1 km nördlich Pgio. Turco — keine Reptilien gesichtet, wie auch entlang Strasse Capoliveri bis Pgio. Turco	150—180

VII. REKAPITULATION

Zwischen dem 15. 7. und dem 5. 8. 1967 wurde die Herpetofauna der Inseln Elba, Topi, Ortano, Palmajola, Cerboli und dem Monte Massoncello auf dem Festland (Toskana, Italien) untersucht. Da bis zu diesem Zeitpunkt die Insel Elba vorwiegend während der Frühlingszeit und zudem nur an einigen eng umgrenzten Gebieten studiert worden war, ergaben sich eine Reihe neuer Gesichtpunkte (Hauptgewicht auf Elba und Monte Massoncello):

1. *Bufo bufo spinosus* ist weit verbreitet und selbst im Sommer rel. häufig anzutreffen. Den zwei bekannten Fundorten konnten drei weitere zugesellt werden (Elba/Mte Massoncello).

2. *Hyla arborea sarda* scheint im Vergleich zu Korsika und Sardinien eher selten zu sein. Sie lebt auf Elba im gleichen Biotop wie auf den beiden grössern Inseln. Dem einzig bekannten Fundort konnten drei weitere angefügt werden (Elba).

3. *Rana esculenta* ist sehr selten. Dies scheint mit der Kärglichkeit perennierender Gewässer zusammenzuhängen. Zwei neue Fundorte zu einem bereits bekannten (Elba).

4. *Testudo hermanni* ist auf Elba, wenn sie überhaupt dort vorkommt, ausserordentlich selten. Dies ist vermutlich durch die auffällig grosse Dichte von Ratten *(Rattus rattus)* auf Elba begründet. Am Monte Massoncello, wo Ratten eher selten sind, findet sich die Landschildkröte. Ein neuer Fundort (Mte Massoncello). Es handelt sich um eine Mischpopulation.

5. Die versteckt lebende Schlingnatter *(Coronella austriaca austriaca)* wurde nur in einem (erschlagenen) Exemplar gefunden. Zu vier bekannten ein neuer Fundort (Elba).

6. Die nur in Küstennähe an einzelnen Lokalitäten lebende *Natrix natrix helvetica* überdauert den trocken-heissen Sommer anscheinend mit Hilfe eines Trockenschlafes. Ein Hautfund beweist, dass dort, wo perennierendes Wasser vorhanden ist, die Ringelnatter nachtsüber auf Jagd geht. Wo *Hyla* und *Rana* fehlen, dürfte sich die Ringelnatter von *Bufo*, evtl. sogar auch von Echsen und Mäusen ernähren. Ein neuer Fundort zu drei bekannten (Elba).

7. Es besteht die Möglichkeit, dass *Vipera aspis aspis*, bisher nur im Gebiet des Monte Capanne — Monte Perone gefunden, auch an andern Orten Elbas lebt. Ein ausgesprochener Vipernbiotop am Monte Castello führt zu dieser Vermutung.

9. Bisher nur von SOCHUREK, 1954, für Elba erwähnt, wurde *Hemidactylus turcicus turcicus* an zwei Örtlichkeiten auf Elba nachgewiesen. Die Biotopbeobachtungen widersprechen z.T. denen SOCHUREKS.

9. Erstmals wurde *Hemidactylus turcicus turcicus* auch von **Palmajola** nachgewiesen.

10. Grösste Dichte und weiteste Verbreitung hat auf Elba *Tarentola mauritanica mauritanica*, die in extrem grossen Exemplaren auftreten kann (Mindest-Totallänge eines Tieres: 18 cm). Trotz dieser Häufigkeit waren bisher nur 2 genau lokalisierte Fundorte für Elba bekannt. Denen konnten 14 neue angefügt werden.

11. *Phyllodactylus europaeus* — bisher einzig von SOCHUREK, 1954, für Elba nachgewiesen — wurde auf dieser Insel nicht gefunden. Damit ist auch heute noch keine genaue Lokalität auf Elba bekannt, wo der Blattfingergecko vorkommt.

12. Die Angaben von GIGLIOLI, 1879, über das Vorkommen von *Phyllodactylus europaeus* auf den Inseln **Palmajola**, **Cerboli**, **Topi** konnten bestätigt werden. Auf Cerboli ist der Gecko sehr zahlreich vertreten, auf Topi und Palmajola eher selten. Anschliessend an Biotopbeschreibungen (entsprechen nicht denen von SOCHUREK, 1954, für Elba) wird festgestellt, dass *Phyllodactylus* an allen drei Örtlichkeiten mit *Euscorpius carpathicus* und grossen Tausendfüsslern *(Julidae)* zusammenlebt. Wo der Skorpion fehlte, entsprachen die Bedingungen auch nicht den Anforderungen des Gecko.

13. Die Erzschleiche *(Chalcides chalcides chalcides)* lebt bis in 630 m Höhe (nach LANKES, 1913, bis 1018 m) auch an völlig trockenen Orten. Stark gestreifte Tiere sind eher selten, wie auch die völlig einfärbigen. Am häufigsten ist eine sehr fein gestreifte Variante. Die Erzschleiche wird sowohl auf Elba wie auf dem Festland von den Einheimischen als Viper betrachtet. Zu drei bekannten Fundorten kommen neun neue.

14. *Lacerta muralis colosii*, deren systematische Stellung bis heute nicht genau abgeklärt worden ist, ist die Eidechse Elbas. Biotop, Aktivität, Biocönose, Verhalten werden beschrieben sowie einige Angaben zur Biologie gemacht.

15. Von den Inseln **Topi** und **Ortano** wird erstmals die Mauereidechse angeführt. Während die Echsen von Ortano sich überhaupt nicht von denen Elbas unterscheiden, zeigen die von Topi eine auffällige Grünfärbung, vor allem im weiblichen Geschlecht. Die Belegstücke werden beschrieben.

16. Auf Grund der Untersuchungen an 73 Mauereidechsen von Elba und 12 solchen von Palmajola wird dargelegt, dass sich erstens, entgegen der Ansicht MÜLLERS, 1922, einzelne Formen der *Lacerta muralis insulanica*-Gruppe auch auf Grund der Beschuppungsmerkmale unterscheiden, und zweitens, dass *Lacerta muralis baldasseronii* TADDEI, 1949, als valide Rasse der *Lacerta muralis* zu betrachten ist. Differenzen in den Beschuppungsmerkmalen der einzelnen elbanischen Populationen von *Lacerta muralis colosii* deuten auf von Ost nach West verlaufende Clines hin, in denen zum Teil die Population vom Monte Massoncello eingeschlossen ist, von denen diese aber anderseits auch wieder isoliert dasteht.

17. Die von TADDEI, 1949a, 1949b, gegebenen Merkmale genügen, wie MERTENS, 1955, festhält, absolut nicht, die Elba-Eidechse von der Palmajolas zu trennen. Die an dieser Stelle angeführten Kriterien berechtigen dazu.

18. Zu den in der Literatur bisher angeführten, z.T. sehr nahe beieinander liegenden Fundorten von *Lacerta muralis colosii*, konnten 31 neue, aus herpetologisch praktisch unerforschten Teilen Elbas, beigefügt werden.

19. *Lacerta sicula campestris* vertritt *Lacerta muralis colosii* auf Elba und dem Monte Massoncello im offeneren, weniger von Vegetation bedeckten Gelände.

20. *Lacerta sicula campestris* kommt an geeigneten Örtlichkeiten auch im Innern der Insel Elba vor.

21. Die Fundortangabe „Marciana-Marina (etwa 400 m)“, in MERTENS, 1955, entspricht nicht den Tatsachen: Marciana-Marina liegt an der Küste. Marciana selber liegt auf 355 m Höhe, hat aber in seiner Umgebung kaum für *Lacerta sicula campestris* geeignete Biotope.

22. SOCHUREK, 1954, bezeichnet *Lacerta sicula campestris* über 500 m als selten, ohne jedoch genauere Angaben zu machen. An dieser Stelle wird *Lacerta sicula campestris* am Monte Capanello in einer Höhe von 400 m ü.M. erwähnt.

23. Zu den 7 bekannten Fundorten kommen 11 neue, vor allem im Nordosten und Zentrum von Elba.

24. Angaben zu Aktivität, Biotop, Biocönose, Verhalten sowie zur Biologie von *Lacerta sicula campestris* werden gemacht.

25. Die Populationen von *Lacerta sicula campestris* von Elba und dem Monte Massoncello zeigen gewissen Verschiedenheiten in Färbung und Beschuppung.

26. Diese Unterschiede lassen in ihrer Ausbildung und Verteilung auf das Vorhandensein verschiedener Clines in Richtung West nach Ost, z.T. eventuell bis weit nach Norditalien hinauf, schliessen.

27. *Lacerta sicula tyrrhenica* ist auf **Cerboli** sehr selten, eventuell sogar im Aussterben begriffen. Der Biotop wird beschrieben. Ein männliches Tier von Cerboli wird beschrieben (bisher nur 5 Exemplare untersucht).

28. *Lacerta sicula ssp.* (von MERTENS, 1949, *Lacerta sicula tyrrhenica* beigesellt) von **Palmajola** existiert heute mit grösster Wahrscheinlichkeit auf Palmajola nicht mehr. Fundortverwechslung oder Aussterben ? werden in Betracht gezogen.

29. Die zwei *Lacerta muralis ssp. inc.*, die TADDEI, 1949a, von **„Lo Scoglietto bei Elba“** beschreibt, stammen sehr wahrscheinlich von der so benannten Insel im Norden Portoferraios (es existieren weitere so benannte Eilande um Elba). Die Nachweise von Topi und Ortano lassen darauf schliessen, dass es sich ebenfalls um Vertreter von *Lacerta muralis colosii* handelt.

30. *Lacerta viridis fejérváryi* wird von 13 neuen Fundorten (zu 4 bekannten) von Elba erwähnt. Daneben wird ein neuer Fundort — zum bereits bekannten am Monte Massoncello — vom Festland gebracht.

31. Die Populationen werden verglichen und Unterschiede nicht nur in der Pholidose, sondern auch im Verhalten und Biotop aufgezeigt.

32. Die Beschuppungs-Unterschiede lassen Ost nach West gerichtete Clines ver muten.
33. Die relative Schwanzlänge nimmt auf Elba von Osten gegen Westen unab hängig von der Meereshöhe zu.
34. Über 600 m Höhe am Monte Capanne leben extrem kurzschwänzige Tiere
35. Von uns nicht gefundene Formen:

    Elba: *Bufo viridis, Phyllodactylus europaeus, Vipera aspis aspis, Elaphe longis sima, Testudo hermanni robertmertensi, Caretta caretta caretta.*
    Palmajola: *Lacerta sicula (tyrrhenica), Lacerta viridis fejérváryi.*

Zusammenfassung

Die Herpetofauna der Inseln **Elba**, **Topi**, **Ortano**, **Palmajola**, **Cerboli** und des **Monte Massoncello** auf dem Festland (Toskana, Italien) wurde während der Hochsommerzeit studiert. Zu folgenden Arten und Rassen, werden Angaben über Biotop, Aktivität, Biocönese, Verhalten, Färbung, Zeichnung und Pholidose gemacht, soweit entsprechende Daten gesammelt werden konnten: *Bufo bufo spinosus, Hyla arborea sarda, Rana esculenta*; *Testudo hermanni ; Coluber viridiflavus viridiflavus, Coronella austriaca austriaca, Natrix natrix helvetica, Vipera aspis aspis ; Hemidactylus turcicus turcicus, Tarentola mauritanica mauritanica, Phyllodactylus europaeus, Chalcides chalcides chalcides, Lacerta muralis colosii, Lacerta muralis baldasseronii, Lacerta sicula campestris, Lacerta sicula tyrrhenica, Lacerta viridis fejérvaryi.* Das Schwergewicht der Untersuchungen lag bei den *Lacertidae*. Zu den wenigen bekannten Fundorten auf Elba, konnten eine grosse Anzahl neuer in bisher herpetologisch nicht untersuchten Gebieten der Insel beigefügt werden. *Hemidactylus* konnte erneut für Elba bestätigt und für die Insel Palmajola erstmals nachgewiesen werden. *Phyllodactylus europaeus* wurde auf Elba nicht gefunden, von wo ihn Sochurek, 1954 (ohne genaue Lokalität), aufführt. Auf Palmajola, Cerboli, Topi, wurde der Blattfingergecko gefunden (seit Giglioni, 1879, nicht mehr von diesen Fundorten erwähnt). Als weiterer Erstnachweis können *Lacerta muralis colosii* von den Inseln Topi und Ortano aufgeführt werden, wobei die Belegstücke beschrieben werden. Einzelne Formen der *Lacerta insulanica*-Gruppe können auf Grund von Beschuppungsmerkmalen unterschieden werden. *Lacerta muralis baldasseronii* Taddei, 1949, ist als valide Rasse von *Lacerta muralis* zu betrachten. Die Kriterien, die zu dieser Feststellung führen — und die nicht mit Taddeis Unterscheidungsmerkmalen übereinstimmen — werden aufgeführt. Differenzen in den Beschuppungsmerkmalen einzelner Echsenpopulationen von Elba (und dem Festland ?) deuten auf von Ost nach West verlaufende Clines hin.

Résumé

L'étude de la faune herpétologique des îles d'**Elbe, Topi, Ortano, Palmajola et Cerboli,** ainsi que du **Monte Massoncello** sur le continent (Toscane, Italie), pendant le milieu de l'été, a fourni des données écologiques, éthologiques et morphologiques inédites sur les espèces et races suivantes: *Bufo bufo spinosus, Hyla arborea sarda, Rana esculenta ; Testudo hermanni ; Coluber viridiflavus viridiflavus, Coronella austriaca austriaca, Natrix natrix helvetica, Vipera aspis aspis ; Hemidactylus turcicus turcicus, Tarentola mauritanica mauritanica, Phyllodactylus europaeus, Chalcides chalcides chalcides, Lacerta muralis colosii, Lacerta muralis baldasseronii, Lacerta sicula campestris, Lacerta sicula tyrrhenica, Lacerta viridis fejérvàryi,* mais plus particulièrement sur les *Lacertidae.* De nombreuses nouvelles localités ont été étudiées pour la première fois sur l'île d'Elbe. Des localités nouvelles ou des confirmations de localités incertaines ont été établies pour *Hemidactylus, Phyllodactylus europaeus* et *Lacerta muralis colosii.* Certaines formes du groupe de *Lacerta insulanica* peuvent être distinguées d'après les écailles. *Lacerta muralis baldasseronii* Taddei, 1949, est une race valide de *L. muralis.* Les différences concernant les écailles montrent des clines orientés d'Est en Ouest.

Summary

The reptilian and amphibian fauna of the following islands, Elba, Topi, Ortano, Palmajola and Cerboli and of the Monte Massoncello in Tuscany, Italy, was studied during the Summer. Information is provided as to the biotopes, activities, biocoenoses, behaviour, colour, designs and scale distribution of the following species and races: *Bufo bufo spinosus, Hyla arborea sarda, Rana esculenta ; Testudo hermanni ; Coluber viridiflavus viridiflavus, Coronella austriaca austriaca, Natrix natrix helvetica, Vipera aspis aspis ; Hemidactylus turcicus turcicus, Tarentola mauritanica mauritanica, Phyllodactylus europaeus, Chalcides chalcides chalcides, Lacerta muralis colosii, Lacerta muralis baldasseronii, Lacerta sicula campestris, Lacerta sicula tyrrhenica, Lacerta viridis fejérvàryi.* Most of the observations were made on Lacertilids. To the small number of reported finds from Elba, many additional species were found in previously unexplored regions. *Hemidactylus* has been confirmed on Elba and is reported for the first time from Palmajola. *Phyllodactylus europaeus* has not been found on Elba where it was reported, without stating the locality, by SOCHUREK, 1954. On Palmajola, Cerboli, Topi, the leaf-fingered gecko occurs. It had not been reported from these islands since Giglioli, 1879. Further new discoveries are: *Lacerta muralis colosii* on Topi and Ortano, the specimens being redescribed. Individual forms of the *Lacerta insulanica* group may be distinguished on the basis of scale characteristics.

Lacerta muralis baldasseronii Taddei, 1949, is considered to be a valid race of *L. muralis*. The criteria leading to this conclusion are given since they are not the same as proposed by Taddei. Differences in scale arrangement of individual populations on Elba (also on the mainland ?) indicate the presence of clines going from E. to W.

KARTEN UND SCHRIFTEN

KARTEN

INSTITUTO GEOGRAFICO MILITARE. 1954/1958. *Carta d'Italia.* 1: 25 000. Fo. 126. Blätter *Portoferraio ; Porto Azurro ; Marina di Campo, Monte Cristo ; Capoliveri ; Cavo ; Marciana ; Pomonte, Pianosa.* Firenze.

LOTTI, B. ohne Jahr. *Carta geologica dell'Isola d'Elba.* Boni, Portoferraio.

TOURING CLUB ITALIANO. 1965/1966. *Carta automobilistica,* 1: 200 000, Fo. 13,15 Milano.

SCHRIFTEN

BEDRIAGA, J. 1878. *Herpetologische Studien.* Arch. Naturgesch. Berlin. (1), 44: 259—320

— 1879. *Herpetologische Studien (Fortsetzung).* Arch. Naturgesch. Berlin. (1) 45: 243-339.

BRUNO, S. 1966. *Sulle specie del Genére Coronella Laur. viventi in Italia.* Atti Acad Giœnia Sci. Nat. Catania. (6), 18: 99-117.

CAPOCACCIA, L. 1956. *Il Phyllodactylus europæus Gené in Liguria.* Ann. Mus. Civ. Stor Nat. Genova, 68: 234-243.

GIGLIOLI, H. H. 1879. *Beiträge zur Kenntnis der Wirbelthiere Italiens.* Arch. Naturgesch Berlin. (1), 45: 93-99.

HEDIGER, H. 1958. *Kleine Tropenzoologie.* Acta Tropica, Suppl. I. Basel. 182 pp.

— 1961. *Beobachtungen zur Tierpsychologie im Zoo und im Zirkus.* Basel. 430 pp

KLAUSEWITZ, W. 1954. *Eidonomische, taxonomische und tiergeographische Untersuchungen über den Rassenkreis der Scinciden Chalcides chalcides und Chalcides striatus.* Senckenbergiana, Frankfurt. (4/6), 34: 187-203.

LANKES, K. 1913. *Sammelreise nach Elba.* Aqu.-Terr. Kunde. Isis, Stuttgart, 24: 573-574

MERTENS, R. 1932. *Zur Verbreitung und Systematik einiger Lacerta-Formen der Apenninischen Halbinsel und der Tyrrhenischen Inselwelt.* Senckenbergiana Frankfurt. (4/5), 14:235-259.

— 1949. *Kritische Bemerkungen über die Eidechsen des Toskanischen Archipels.* Senckenbergiana. Frankfurt, (1/3), 30: 1-7.

— 1955. *Die Amphibein und Reptilien der Insel Elba.* Senck. biol. Frankfurt. (5/6), 36: 287-296.

— 1965. *Das Rätsel der Eidechse von Santo Stefano.* Zool. Jb. Syst. Jena, 92: 91-102.

— 1966. *Die Mauereidechse von Monte Cristo.* Senck. biol. Frankfurt. (2), 47: 111-116.

MERTENS, R. & WERMUTH, H. 1960. *Die Amphibien und Reptilien Europas. 3. Liste.* Frankfurt. XI, 264 pp.

MÜLLER, L. 1922. *Die herpetologischen Verhältnisse der tyrrhenischen Inseln und ihre Bedeutung für die Beurteilung der Tyrrhenisfrage.* Naturwiss. Beob. (Zool. Gart.) Leipzig. (9/12), 63: 108-253.

PASTEUR, G. & BONS, J. 1960. *Catalogue des Reptiles actuels du Maroc.* Trav. Inst. Sci. Chér. Ser. Zool. Rabat, 21: 1-132.

SOCHUREK, E. 1954. *Amphibien- und Reptilienleben auf Elba.* Aqu. und Terr. Leipzig/Jena. (7), 1: 213-214.

STEMMLER, O. 1957a. *Einige Beobachtungen an den Lacertiden der Camargue.* Z. Vivaristik. Mannheim. (7/8), 3: 107-114.

— 1957b. *Hyla arborea savignyi.* (sarda, *corr. hoc loco*). DATZ. Stuttgart. (5), 10: 135-136.

— 1959a. *Hyla arborea savignyi.* (sarda, *corr. hoc loco*). DATZ. Stuttgart. (12), 12: 371-373.

— 1959b. *Sardische Schildkröten.* Z. Vivaristik. Mannheim. (3/4), 5: 42-51.

— 1959c. *Sardische Lacerten.* Z. Vivaristik. Mannheim. (7/8), 5: 186-101.

— 1959d. *Schlangen auf Sardinien.* Z. Vivaristik. Mannheim. (3/4), 5: 51-61.

TADDEI, A. 1949a. *Le Lacerte (Podarcis) delle Isole dell'Arcipelago Toscano.* Monit. zool. ital. Firenze. (1-6), 57: 1-23.

— 1949b. *Le Lacerte (Podarcis) dell'Italia peninsulare e delle Isole.* Pontif. Acad. Sci. Commentationes. Vaticano, 13: 197-276.

— 1950. *Le Lacerte (Lacerta) in Italia.* Pontif. Acad. Sci. Commentationes. Vaticano. (3), 14: 197-219.

— 1952. *Le Lacerte (Podarcis) dell'Italia settentrionale. La Lacerta (Zootoca) vivipara Jacquin in Italia.* Atti Soc. Tosc. Sci. Nat. Ser. B. Pisa, 59: 64-87.

— 1953. *Nuove osservazione di Lacerta (Podarcis) muralis colosii* TADDEI *all'Isola d'Elba e qualche considerazione su di alcune Lacerta (Podarcis) italiane.* Atti Soc. Tosc. Sci. Nat. Ser. B. Pisa, 60: 1-12.

TAFEL I.

FIG. 1.

Isola di Palmajola von Westen (Fundort-Nr. 39).

FIG. 2.

Isolotto d'Ortano von Nordwesten (Fundort-Nr. 36).
Rechts ein Teil des Fundortes Nr. 37.

FIG. 3.

Isola di Cerboli von Südwesten (Fundort-Nr. 8).

TAFEL II.

FIG. 4.

Das Gebiet von Campo del Pero auf Elba (Fundort-Nr. 1).
Biotope von:

Coluber viridiflavus viridiflavus in der Macchia (links Mitte) und dem isolierten Busch (rechts Vordergrund).

Lacerta viridis fejérvàryi in der Randzone der Macchia (links Mitte) und ganz vereinzelt in der dichteren Zone der Macchia (rechts Hintergrund).

Lacerta sicula campestris auf dem ganzen Feld (im Vordergrund) spärlich, entlang den Wegrändern (Mitte und ganze rechte Hälfte) häufig, vereinzelt in lockerster Macchia (rechts Hintergrund).

Lacerta muralis colosii an den Baumstämmen des Wäldchens (Bildmitte) und sehr selten in dichtester Macchia (rechts Hintergrund).

Chalcides chalcides chalcides relativ selten auf dem ganzen Feld (im Vordergrund), häufiger im knapp 50 cm breiten grasigen Wegbord (links Mitte). Standort des Fotografen im Nordosten mit Blick gegen Südwesten (= helle Durchsicht unter Bäumen etwas links der Bildmitte).

FIG. 5.

Isola di Topi (Fundort-Nr. 55) von Nordwesten. Vordergrund Küstenklippen von Nordost-Elba. Im Hintergrund das Monte Massoncello-Gebiet (Fundort-Nr. 31).

TAFEL III.

FIG. 6.

Lacerta muralis colosii ♂ von der Isolotto d'Ortano (Fundort-Nr. 36).

FIG. 7.

Lacerta muralis colosii ♀ von der Isola di Topi (Fundort-Nr. 55). Leuchtend grüne Grundfärbung zeichnete dieses Exemplar vor allen auf Elba gefundenen weiblichen Vertretern dieser Rasse aus.

TAFEL IV.

FIG. 8.

Lacerta sicula tyrrhenica ♂ von der Isola di Cerboli (Fundort-Nr. 8). Die Echsenpopulation von Cerboli scheint am Aussterben zu sein.

FIG. 9.

Lacerta muralis baldasseronii ♂ von der Isola di Palmajola (Fundort-Nr. 39).

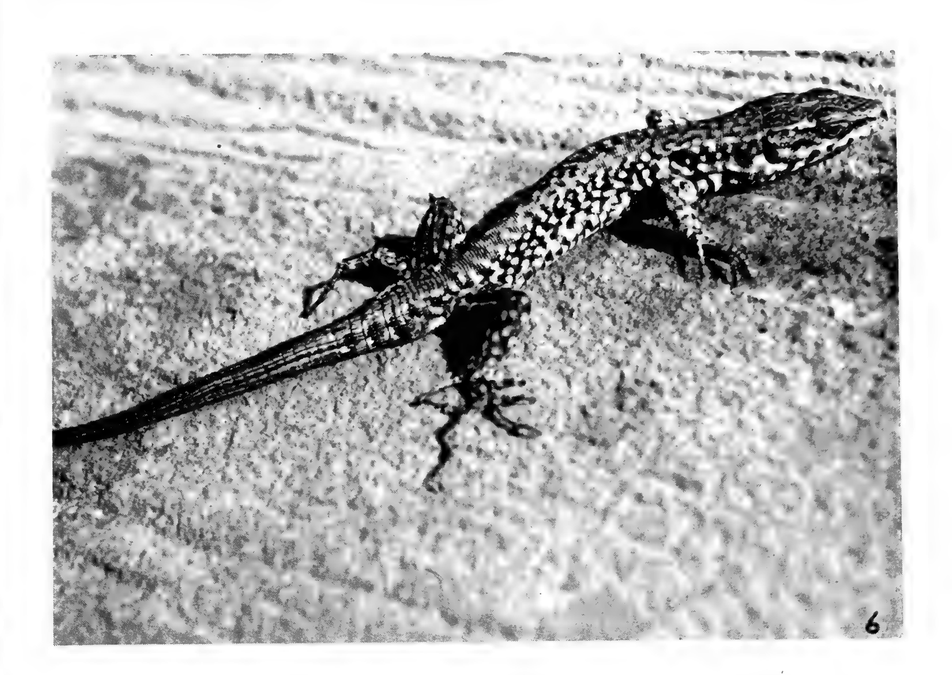
1

2

3

4

5



7

Tome 75, n° 48 — Décembre 1968

Die Lebensweise der Erdkröte

Bufo bufo (L.);

Wanderungen und Sommerquartiere [1]

von

H. HEUSSER
Forch-Zürich

Mit 8 Abbildungen und 6 Tabellen

INHALT:

---

[1] Dank: Meinen Kollegen R. E. Honegger und H. U. Schlumpf möchte ich besonders danken für ihre zuverlässige Mitarbeit im Feld, vor allem aber C. R. Schmidt, ohne dessen ständige Assistenz von 1963-66 die Studie bei weitem nicht in diesem Rahmen möglich gewesen wäre. Zu Dank verpflichtet bin ich auch der Landwirtschafts- und Forstkommission Thalwil — Oberrieden und den Polizeikommissionen Thalwil, Oberrieden, Rüschlikon und Horgen für Ausnahme — Bewilligungen zum Befahren der Waldstrassen.

EINLEITUNG

In dieser Studie wird die Lebensweise der Erdkröte *Bufo bufo bufo* (L.) i natürlichen Populationen beschrieben. Es liegen jetzt verschiedene neuere Unter suchungen über das Verhalten freilebender Amphibien vor, z. B. über *Aneide aeneus* (Gordon, 1952), *Taricha rivularis* (Twitty, 1959, 1961; Twitty, Gran und Anderson, 1964; Packer, 1960), *Ambystoma talpoideum* (Shoop, 1960) *Rana temporaria* (Savage, 1935, 1961), *Rana sylvatica* (Bellis, 1962 a), *Ran clamitans* (Martof, 1953 a, b; Oldham, im Druck b), *Rana pipiens* (Dole, 196 a, b), *Bufo terrestris* (Bogert, 1947), *Bufo valliceps* (Blair, 1960), *Bufo hemic phrys* (Breckenridge und Tester, 1961) und *Bufo americanus* (Oldham, ir Druck a). — Mit der Erdkröte arbeiteten im Freien Boulenger (1912), Jungfe (1943), Eibl-Eibesfeldt (1950), Moore (1954), Kleinsteuber (1964), Fraze (1966) und Heusser (1958 a, b; 1960 a; 1964).

In den meisten Felduntersuchungen liegt der Schwerpunkt auf dem Ver halten während der Laichzeit und auf dem Orientierungsproblem bei der Laich wanderung. Von Arten, die sich nach der Laichzeit beträchtlich von den Laich plätzen entfernen, ist das Verhalten zwischen den Laichzeiten noch so gut wi unbekannt, und die Frage, ob und wie sie in Beziehung zu einem bestimmte

Laichplatz bleiben, ist offen. Gerade bei solchen Arten — zu denen die Erdkröte gehört — wäre aber die Kenntnis der Aufenthaltsorte und des Verhaltens ausserhalb der Laichzeit besonders nötig für die Beurteilung des Orientierungsproblems, das sich hier stellt. Ich habe mich deshalb bemüht, auch das Verhalten im Sommer und im Herbst darzustellen.

Einschränkungen: Mit „Erdkröten" sind im Folgenden lediglich die Kröten der untersuchten Populationen gemeint. Manches deutet auf Verhaltensunterschiede von Population zu Population hin, so dass sich die Kröten in anderen Gegenden anders verhalten könnten.

Abkürzungen: LZ = Laichzeit, LP = Laichplatz, GW = Gattikerweiher, WW = Waldweiher, WF = Wiederfang. Fette Zahlen bezeichnen Orte und Strassenstücke nach Plan Abb. 2. Die geschlechts- und altersmässige Zusammensetzung einer Gruppe schreibe ich so: 696 (597,93,4,2) heisst, dass unter den 696 Individuen 597 ♂♂, 93 ♀♀, 4 Subadulte und 2 Junge sind. Beim zahlenmässigen Geschlechtsverhältnis bedeutet z. B. 524 (387, 137) 26,1%, dass unter den 524 Kröten 387 ♂♂, 137 ♀♀ sind, wobei der Anteil der ♀♀ an der Gesamtzahl (524) 26,1% beträgt. Diesen Prozentsatz benütze ich als Index des zahlenmässigen Geschlechtsverhältnisses in Gruppen geschlechtsreifer Kröten.

Beobachtungsgelände und Kartierung.

Das Beobachtungsgelände (Abb. 1) haben wir schon früher beschrieben (Heusser und Honegger, 1955; Heusser, 1956, 1958 a). Die beiden Weiher liegen auf dem Zimmerberg — einer Seitenmoräne des Linthgletschers — auf 526 und 545 m.ü.M., 12 km südlich von Zürich und 1½ km westlich vom Zürichseeufer bei Thalwil. Im Norden liegt die nächste Wasserstelle mit einer Erdkröten-Population in den „Leilöchern", Rüschlikon, 2 km vom GW entfernt. In südlicher Richtung ist der vom GW 5½ km entfernte Bergweiher auf 645 m.ü.M. der nächstgelegene Erdkröten-Laichplatz. Während der ganzen Beobachtungszeit wurde an der Nationalstrasse 3 (N 3), die auf der **60**er Linie durch den Landforst führt, gebaut.

Wir zeichneten die Fundorte der Kröten auf Plänen nach den Gemeindekarten Thalwil und Oberrieden im Masstab 1:5000 ein. Für feinere Untersuchungen verwendeten wir Pläne nach Katasterkopien der Gemeinde Thalwil 1:1000. Bei grösseren Verfrachtungen benützten wir Blatt 1111 „Albis" der Landeskarte der Schweiz 1:25 000.

Die Strassen und Plätze habe ich nummeriert (Abb. 2): **1-4** = LP, **5-59** = Strassen diesseits (von den Weihern aus) der N 3, **61-67** = Baustelle N 3, **81-96** = Strassen jenseits der N 3. Diese Ortsnummern erscheinen im Text fett gedruckt. Als „proximal" resp. „distal" bezeichne ich Orte und Strassenstücke, die relativ näher resp. weiter entfernt von den LP liegen. Z. B. ist **24** distal von **23, 22** proxi-

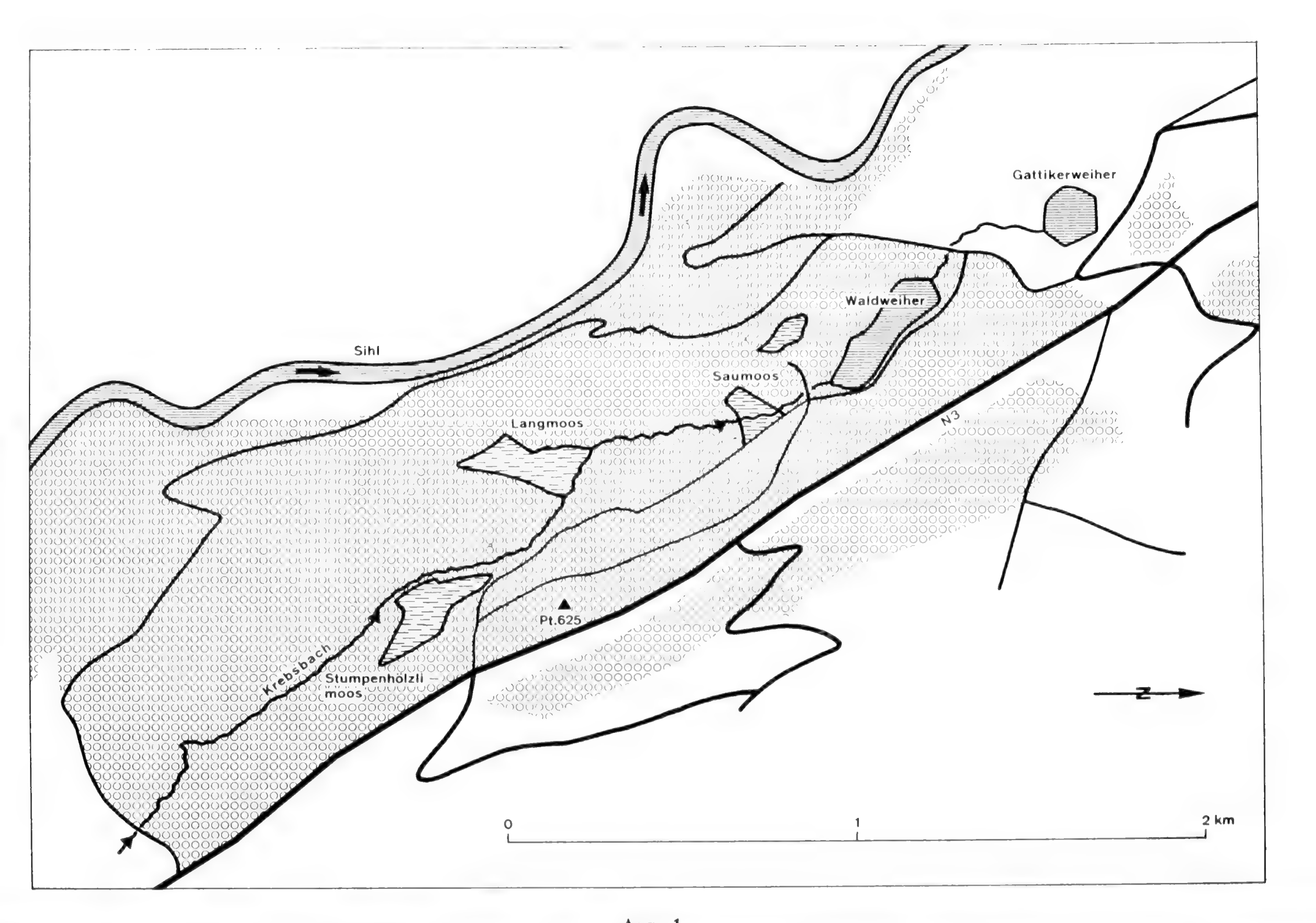

Sihl
Gattikerweiher
Waldweiher
Saumoos
Langmoos
N3
Pt.625
Krebsbach
Stumpenhölzli-
moos
N
0
1
2 km

ABB. 1.

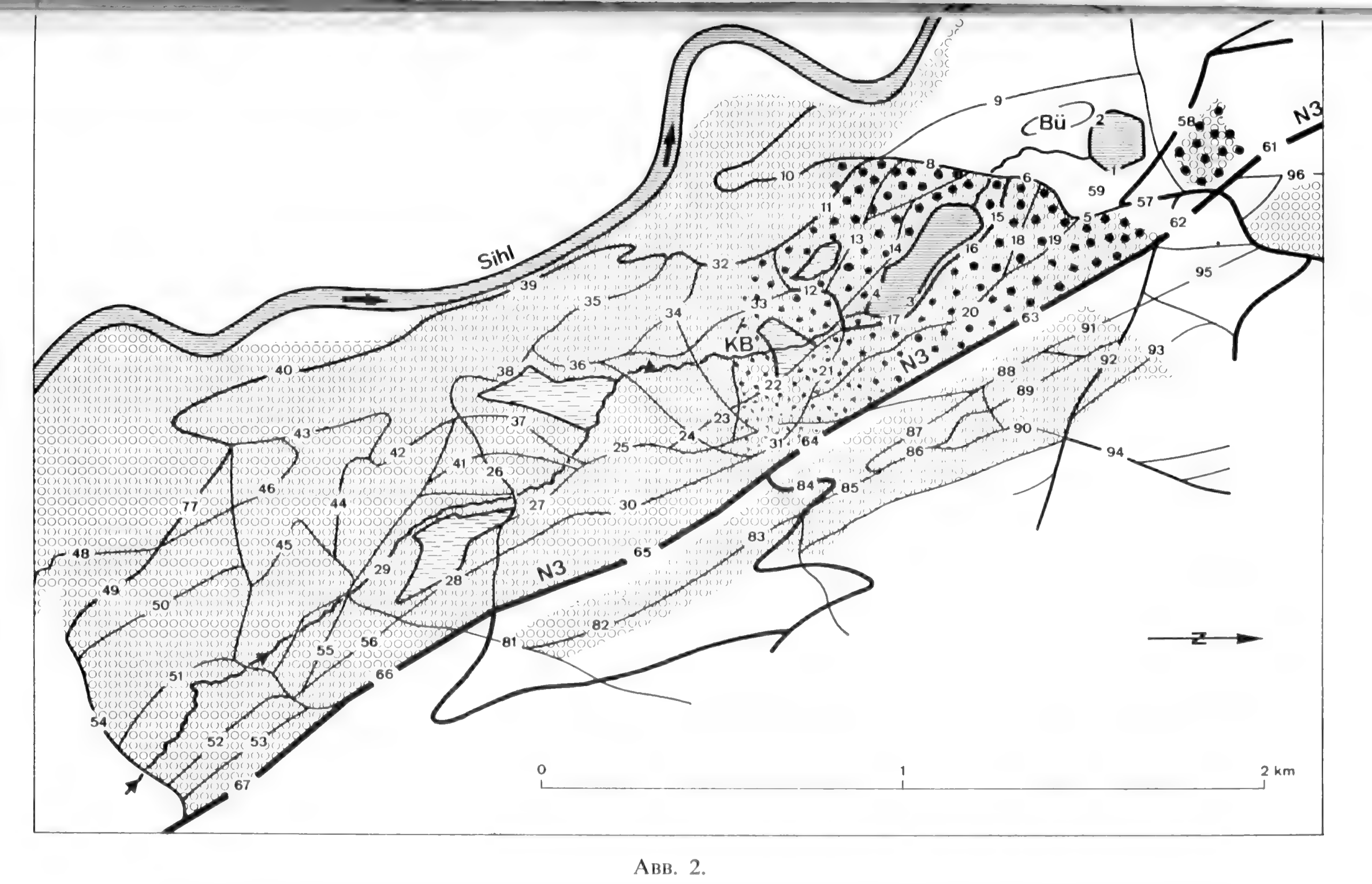


ABB. 2.

Strassennetz und Warteräume: Die Nummern bezeichnen die im Text fett erscheinenden Strassenstücke. Punkte = Warteräume der Gattikerweiher-Kröten im Frühjahr: dichte Besetzung in Laichplatznähe (grosse Punkte), nach distal auslaufende Besetzungsdichte (kleine Punkte). Kreisschraffur = Wald. (Der Wald erstreckt sich in Wirklichkeit auch auf Strasse **95**)

mal davon. Die Unterteilung in rechts und links gelegene Orte bezieht sich au den Krebsbach.

Beobachtungszeit und Material.

Die Thalwiler-Populationen wurden von 1962-66 während dreier Somme und fünf LZ intensiv beobachtet. In dieser Zeit wurden 16 211 Fänge von 12 89 meist markierten Individuen protokolliert. Als Einzelfang zähle ich jedes erst malige oder erneute Erfassen einer Kröte, bei dem Ort, Zeit, Geschlecht unc mindestens eine zusätzliche Information (wie Markierung, Mass etc.) notier wurde. In derselben Nacht oder am gleichen Tag wiedergefangene Kröten gelter als ein Fang.

Markierungsmethoden.

Die Kröten wurden mit Zehenamputationen nach einem bestimmten Schlüs sel, mit Meerschweinchenohrmarken an einer Schwimmhaut und mit Tauben ringen aus Aluminium am Oberarm markiert. Amputierte Finger und Zeher regenerieren bei metamorphosierten *Bufo bufo* nicht. Die Markierung mit Meerschweinchenohrmarken wurde von JUNGFER (1943) und HEUSSER (1958 b) beschrieben. Die Kennzeichnung mit Taubenringen erwies sich als unbefriedigend, weil bei engem Anliegen des Ringes leicht Schürfungen entstehen, bei lockerer Befestigung aber viele Ringe verloren gehen.

1. DIE LAICHPLATZWANDERUNG

Die Laichplatzwanderung der Erdkröte wurde von BOULENGER (1912), JUNGFER (1943), EIBL-EIBESFELDT (1950), MOORE (1954) FRAZER (1966), KLEINSTEUBER (1964) und mir (1958 a, b; 1960 a) beschrieben.

Die Frühjahrswanderung wird im räumlichen Verteilungsmuster ihrer Ausgangspunkte durch die Herbstwanderung bestimmt. Auf ihr haben sich diejenigen Kröten, die sich im darauffolgenden Frühjahr am LP einfinden werden, von ihren Sommerquartieren aus schon ein Stück weit in Richtung der LP fortbewegt, nämlich bis zu den im Herbst bezogenen Warteräumen (Abb. 2). Aus diesen Warteräumen brechen die Kröten im Frühjahr unter den zu beschreibenden Umständen auf.

A. DIE WANDERRICHTUNG

Die Wanderrichtung der Kröten lässt sich leicht ermitteln, weil die Tiere von der Taschenlampe oder den Autoscheinwerfern geblendet, zunächst in der ursprünglichen Richtung blickend stillstehen. Trägt man die Blickrichtung jeder

auf einem Kontrollgang gefundenen Kröte in eine Planskizze ein, so lassen sich die Hauptwanderrichtungen und selbst die Laichplatzzugehörigkeit der wandernden Kröten mit einiger Wahrscheinlichkeit erkennen.

In unserem Gebiet werden folgende Richtungen bevorzugt: Die auf **5** angetroffenen Kröten wandern z.T. in Richtung **1**, z.T. wandern sie dem Waldrand entlang nach Norden Richtung **57**, wo sie dann rechtwinklig zu **1** abbiegen. Kröten, die aus **18** anwandern, geraten auf der Kreuzung **18/5/6** in eine senkrecht zu **18** und der Direkten zu **1** verlaufende hohle Gasse, wo ihnen der Weg durch eine 5 m hohe, steile, bewaldete Bodenwelle versperrt ist. Nur einzelne Kröten versuchen diese zu erklimmen. Die meisten drehen schon vor dem Erreichen des Fusses dieser Bodenschwelle nach links oder rechts ab und umgehen sie über **6** oder **5**. — Die über **8** anwandernden Kröten laufen grösstenteils dem Waldrand entlang in Richtung **1** und **2**. Fast alle verlassen im Frühjahr den Weg vor **7** nach links. Ein kleiner Teil der auf **8** gefundenen Kröten kreuzt die Strasse aus Westen kommend in Richtung **3** und **4**. — Auf **17**, unmittelbar neben dem LP **3**, treffen die aus dem Warteraum **20** herunterkommenden Kröten senkrecht auf die von **22** her anwandernden.

Die Kröten zeigen also in der Regel auf einen der LP. Auf **8**, **17** und **20** gibt es solche, die zum GW und solche, die zum WW zeigen, was darauf schliessen lässt, dass sich die Einzugsgebiete der LP überschneiden. Das wird durch die Markierungsergebnisse bestätigt.

Typische Abweichungen von der LP-Weisung gibt es in der hohlen Gasse und auf **5**.

B. Die Wanderfrequenzen

Die Strassen in der Umgebung der Weiher sind absolut und zu verschiedenen Zeiten verschieden stark begangen. Am meisten Kröten passieren **5**. Gleichzeitig sind **18, 19** und **8** stark begangen. Einige Kröten kommen über **58** aus dem Wäldchen nördlich des GW. Weitere Strecken mit starker Wanderung sind **17-22** und **20/21**. Der Hauptschub auf **17** kommt nach einer kleinen Anfangsspitze zu Wanderbeginn der GW-Kröten erst, wenn auf **8** und **5** die Wanderung schon wieder abklingt (Abb. 3 b). Wenig Wanderung gibt es auf **9-13** und im Raum um **31**. Die Gebiete distal von **20, 31** und **22,** also **23-28, 30** sowie der ganze Bereich jenseits des Zimmerberggrates inkl. der N 3-Linie sind während der ganzen Frühjahrswanderung völlig krötenfrei, obschon sich hier gut besetzte Sommerquartiere der Kröten beider Weiher befinden.

Um die Reize zu erfassen, welche die Wanderfrequenz bestimmen und die Wanderung überhaupt auslösen, musste ein Mass für die Anzahl der zu bestimmten Zeiten an verschiedenen Orten wandernden Kröten gefunden werden. Dazu wählte ich die drei stark begangenen Strassenstücke **5, 8** und **17** als „Standardstrecken" (Abb. 3 a-c). Die Anzahl der auf diesen Strecken wan-

dernden Kröten wird durch einen Gang hin und zurück bestimmt, wobei au dem Hinweg jede gefundene Kröte entfernt wird. Auf dem Rückweg findet mai natürlich weniger Kröten als auf dem Hinweg; wieviele es wieder hat, hängt voi der Zügigkeit der Wanderung ab, d.h. vom Umstand, wie schnell de Nachschub aus den Warteräumen auf die eben geräumte Strecke erfolgt.

Folgende Faktoren beeinflussen die Wanderfrequenz:

1. *Temperatur.*

Sowohl die Anzahl auf dem Hinweg als auch die Zügigkeit des Nachschubes die addiert die Wanderfrequenz einer Standardstrecke an einem Abend ergeben ändern am gleichen Abend und von Abend zu Abend mit der Temperatur. End März/Anfang April sinkt die Temperatur vom Wanderbeginn um 19.30 h ar bis Mitternacht in der Regel stark, so dass es ab Mitternacht, oft schon ab 22.00 h praktisch zum Stillstand der Wanderung kommt. Hält einmal ein Föhneinbruch die Temperatur genügend hoch, so ist auch die Wanderung durchgehend bis zu Morgendämmerung. Die Standardstrecken wurden jeweils um 20.00 h aufgenommen, wenn die Wanderung am dichtesten zu sein pflegt. Die Wanderfrequenzen um 20.00 h sind mit der gleichzeitg am Ort gemessenen Temperatur in Abb. 3 a-c eingetragen, woraus eine starke positive Beziehung zwischen Temperatur und Wanderfrequenz hervorgeht (vgl. Abb. 4 und Kleinsteuber, 1964).

2. *Regen.*

Bei Regenwetter gibt es bei gleicher Temperatur mehr Kröten auf den Strassen als bei trockenem Wetter. Dabei ist zu beobachten, dass die Kröten direkt auf die aktuell herrschenden Regenverhältnisse am Ort ansprechen. Regnete es z. B. in 1 km Entfernung scharf begrenzt, im Beobachtungsgebiet selbst aber nicht, so verhielten sich die Kröten wie bei trockenem Wetter. Ist der Boden zwar noch nass, regnet es aber nicht mehr, so wandern sie weniger stark, als wenn es regnet. Beginnt es während der Wanderung zu regnen, treten innert weniger Minuten mehr Kröten auf die Strassen heraus; wenn die Temperatur für trockenes Wetter gerade kritisch ist, setzt erst bei Regenbeginn die Wanderung ein. Es hat deshalb keinen Sinn, die Niederschlagsmenge pro Tag in mm mit der Wanderfrequenz auf den Standardstrecken um 20 h in Beziehung zu setzen. Um ein zwar grobes, dafür aber relevantes Mass für den Faktor Regen zu haben, teilte ich die Situation „Regen“ in 4 Grade auf:

R 1 = trocken
R 2 = es hat vorher geregnet, die Strassen sind nass.
R 3 = leichter Regen, es tropft von den Bäumen, Strassen nass.
R 4 = starker Regen.

Vergleicht man auf den Abb. 3 a-c aufeinanderfolgende Abende im Hinblick auf Regen und Temperatur, so sieht man, dass R 3 und R 4 die Wanderung bei gleicher Temperatur stark beleben. Z. B. fanden wir auf **5** am 3. 4. 64 bei 10° C und R 1 47 Kröten, am nächsten Abend bei nur 6° C, aber R 4 60 Kröten. Die Wirkung des Regêns auf die Wanderfrequenz ist auch aus Abb. 4 ersichtlich. Der Regen kann also im Sinne der Reizsummenregel (Seitz, 1940) einige Temperaturgrade kompensieren.

3. *Dämmerungsgrad.*

Ein bestimmter Dämmerungsgrad wirkt als Aufbruchssignal. Unsere Kröten wandern ausschliesslich nachts. Ich treffe nicht jedes Jahr eine Kröte, die tagsüber wandert; bei den vereinzelten Ausnahmen handelte es sich meistens um ♀♀. Eine weitere Ausnahme bilden die in den Krebsbach gelangten Kröten, die oft tagaktiv sind, was wohl — wie am LP selbst — durch die Wasserumgebung bedingt ist.

Die Nachtgebundenheit der Wanderung ist nicht in allen Populationen gleich ausgeprägt: Während Eibl-Eibesfeldt (1950) bei Wilhelminenberg sah, dass ein bestimmter Dämmerungsgrad — wie bei uns — die Wanderung schlagartig auslöst, haben Boulenger (1912) in England, Jungfer (1943) bei Potsdam und Kleinsteuber (1964) bei Göttingen auch leichte Tagwanderungen beobachtet, und Smith (1954, p. 100) schreibt, dass die Kröte ziemlich kontinuierlich wandere, wenngleich auch in diesen Fällen die Nachtwanderung deutlich dominiert. Bei der von Moore (1954) in Dorset, England, beobachteten Population tritt Tagwanderung nur ausnahmsweise auf, wenn die Kröten unter „Zeitdruck" stehen, was darauf hindeutet, dass die Tagwanderung einer Schwellenerniedrigung entspricht.

Dass ein bestimmter Dämmerungsgrad und nicht etwa eine bestimmte Tageszeit kritisch ist für den Wanderbeginn, sieht man daran, dass die Wanderung mit zunehmender Tageslänge immer später einsetzt: Ende März um 19.20 h, Mitte April erst gegen 20.00 h. Bei bedecktem Himmel erscheinen die Kröten etwas früher als bei klarem Wetter, im Waldesinnern einige Minuten früher als an Waldrändern. Der Aktivitätsbeginn lässt sich fast auf die Minute genau voraussagen und erfolgt plötzlich: Am 8. 4. 63 begannen sich um 19.36 h hinter **5** im Wald die ersten Kröten unter dem Laub zu bewegen; sogleich folgte das erste Abwehrquaken einer umklammerten ♂; 19.38 h hüpften die Kröten schon überall auf dem Waldboden umher, und um 19.39 h überschritten die ersten **5**. Andere Arten wandern mehr oder weniger unabhängig von der Tageszeit (Cummins, 1920).

4. *Wandertrieb.*

Wenn die Temperatur- und Regenverhältnisse bekannt sind, lassen sich ziemlich genaue Prognosen über die Wanderfrequenz auf einem Strassenstück

nach Dämmerungseinbruch machen, sofern man auch weiss, ob der betreffend Abend früh oder spät in der durchschnittlichen Wanderzeit einer Populatio liegt. Das erwähnte Protokoll vom 8. 4. 63 ist typisch für einen relativ spätei Wanderabend der zu **1** gehörenden Kröten; bei 9° C und R1 waren auf **5** 110 Krö ten zu finden (Abb. 3 b). An einem frühen Abend wie dem 18. 3. 63 fanden wi auf der zweimal aufgenommenen Strecke **5** zusammen nur 3 Kröten, obschor es bei 8° C sogar regnete (R3). — Es muss also noch ein vierter Faktor ode Faktorenkomplex im Spiel sein, der bewirkt, dass die gleichen Temperatur- unc

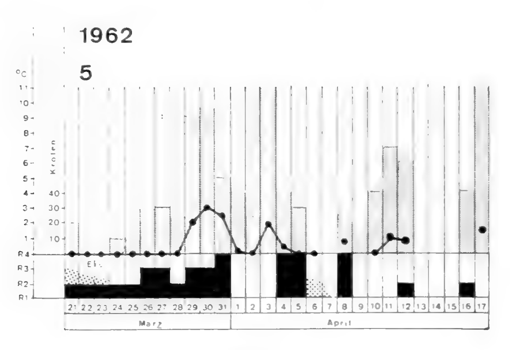


Abb. 3*a*.

Wanderfrequenzen und Wetter auf der Standardstrecke **5** pro 1962. Starke Punktkurve: Anzahl der Kröten um 20 h (Anwanderung). Schraffierte Säulen: Temperatur um 20 h. Schwarz: Regengrad um 20 h. t = einzelne Grasfrösche auf der Wanderung. Punktiert: Schneelage (ganze R-Höhe = 15 cm).

Regenverhältnisse „später" die grössere Wanderfrequenz auslösen als „früher", bezogen auf die durchschnittliche Wanderzeit einer Population.

Dieser Faktor tritt äusserlich als Kalendergebundenheit in Erscheinung. Er bewirkt, dass man an Februarabenden auch unter optimalen Wanderbedingungen in der Regel keine Kröten findet, dass aber Mitte April selbst bei „Winterstarre-Temperatur" unter 4° C noch einige Kröten wandern. Innerhalb der Wanderzeit eines Jahres muss sich dieser Faktor darin ausdrücken, dass eine mit der Zeit ansteigende Linie entsteht, wenn man die Wanderfrequenzen von Abenden mit ähnlichen Witterungsbedingungen miteinander verbindet (Abb. 3 b, z. B. die Abende mit 8-9° C und R1 1963). Wenn die Verbindungslinie der meteorologisch „gleichen Abende" nicht mehr ansteigt, kann man sicher sein, dass die Wanderung zur Neige geht, weil sich die Warteräume bereits geleert haben. Der Grund für das witterungsunabhängige Ansteigen der Wanderfrequenz auf den Standardstrecken liegt nachgewiesenermassen nicht etwa darin, dass sich die Kröten ab Wanderbeginn in Form einer Welle aus dem Waldesinnern auf die Standardstrecken zu bewegen und deshalb später mehr Kröten die Strassen überqueren

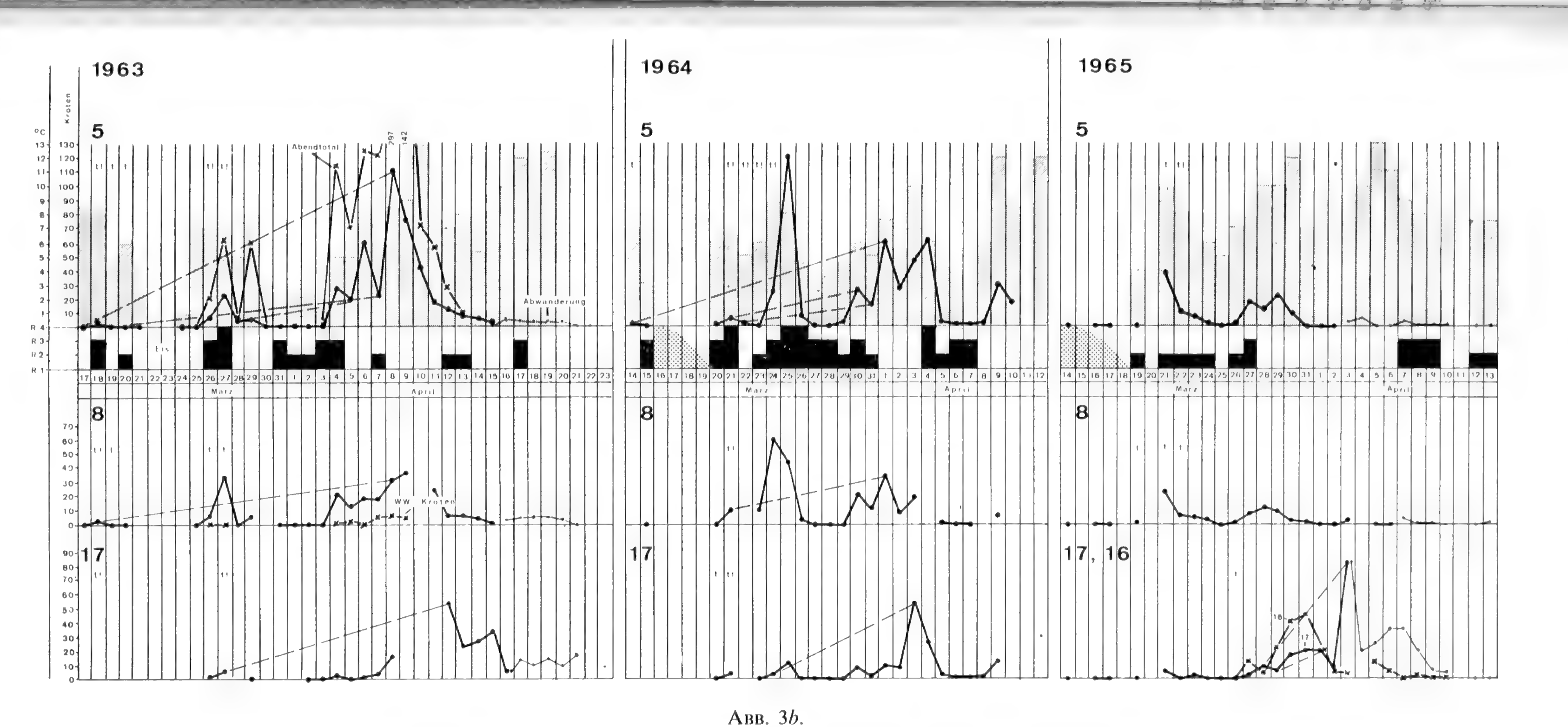


Abb. 3*b*.

Wanderfrequenzen und Wetter auf den Standardstrecken **5**, **8** und **17**, 1963-1965.
Starke Punktkurve: Anzahl der Kröten um 20 h (Anwanderung). Kreuzkurve bei **5**, 1963: Gesamtfänge pro Abend. Kreuzkurve bei **8**, 1963: zum Waldweiher gerichtete Kröten. Feine Punktkurve: Abwanderung. Ansteigende, gestrichelte Linien: Verbindung der Krötenanzahlen an meteorologisch ähnlichen Abenden als Ausdruck des zunehmenden Wandertriebes. Kreuzkurve auf **17**, 1965: Frequenzen der auf **16** gefundenen Kröten. t, resp. t !:einzelne, resp. viele Grasfrösche (*Rana temporaria*) auf der Wanderung. Sonst wie Abb. 3*a*.

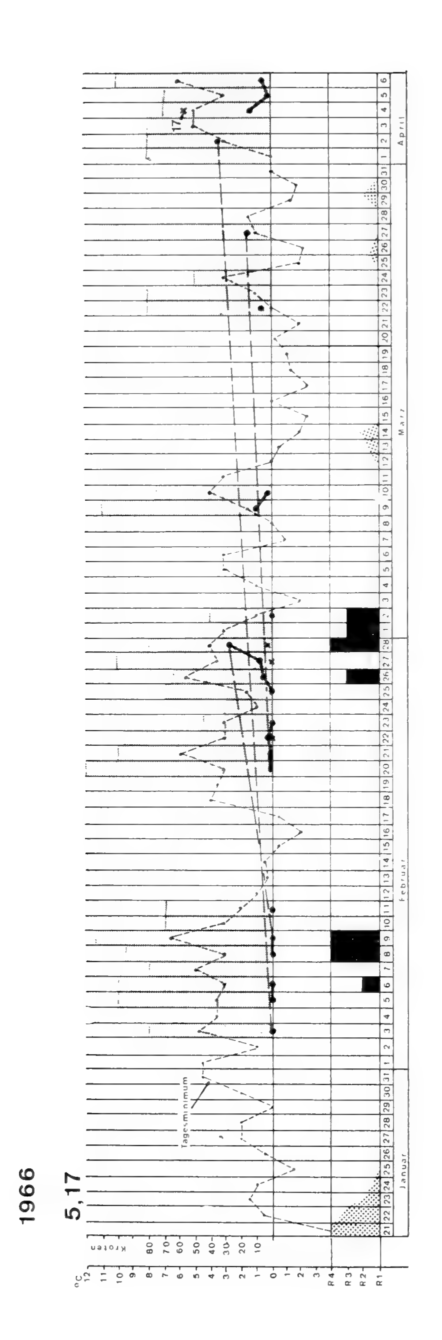


ABB. 3*c*.

Wanderfrequenzen und Wetter auf der Standardstrecke **5** pro 1966 (frühwarmes Jahr). Kreuze: einzelne Kontrollen auf **17**. Gestrichelte feine Punktkurve: Tagesminima. Sonst wie Abb. 3 a.

als bei Wanderbeginn. Denn schon auf der Herbstwanderung sammeln sich die Kröten unmittelbar hinter **5, 8** und **17,** so dass sie schon in der ersten Wandernacht im Frühjahr die Strassen theoretisch in beliebiger Anzahl überqueren könnten. Die Dichte der überwinternden Kröten nimmt nach distal (**20, 11-13**) schnell ab. Die unter gleichen Umständen mit der Zeit ansteigende Wanderfrequenz entspricht demnach einer bei vielen Kröten gleichzeitig zunehmenden Wanderbereitschaft, als ob in Analogie zum Triebmodell von Lorenz (1950) ein Druck akkumuliert würde. Diese Disposition, welche Temperatur, Regen und Dämmerung zu Auslösern werden lässt, entspricht wohl dem, was man als Wandertrieb bezeichnet. Er summiert mit den Faktoren Regen und Temperatur, was sich darin äussert, dass es mit zunehmendem Wandertrieb, also später, immer kühler sein darf und weniger regnen muss, um eine bestimmte Wanderfrequenz, die der Ausdruck der durchschnittlichen Wanderbereitschaft vieler Kröten ist, auszulösen. —Das entspricht genau der Beziehung, die Nice (1937) bei *Melospiza melodia beata* zwischen Singen, Zeit und Temperatur fand: je mehr die Jahreszeit fortschreitet, desto kühler darf es bei gleicher Singaktivität sein. Für die Erdkröte ist das deshalb bemerkenswert, weil es zeigt, dass sich ein poikilothermes Amphibium relativ unabhängig von Regen und Temperatur verhalten kann.

Moore (1954) kam auf Grund von Auszählungen der auf einem Strassenstück pro Nacht überfahrenen Kröten ebenfalls zum Schluss, dass mit den Witterungsbedingungen zusammen auch ein innerer Faktor, der sich mit der Zeit akkumuliert, in die Reizsumme eingeht (Tinbergen, 1942). Packer (1960) fand bei *Taricha rivularis* eine ähnliche Beziehung zwischen Wanderbereitschaft, Zeit und Regen: mit fortschreitender Wanderzeit (Herbst) darf es immer trockener sein, ohne dass die Wanderung unterbrochen wird, was Packer auf eine angeborenermassen funktionierende Hormonaktivität (Fortpflanzungstrieb) zurückführt.

C. Die Wanderintensität

In den Diagrammen Abb. 3 a-c gibt es einige Nuancen, die einer Erklärung bedürfen: Mit einer gewissen Regelmässigkeit hat der zweite von zwei aufeinanderfolgenden Abenden mit ähnlichen Wetterbedingungen die grössere Aktivität als der erste, ohne dass man die ganze Differenz dem zunehmenden Wandertrieb und den kleinen Unterschieden im Wetter zuschreiben möchte (z. B. 26./27. 3. 63, 24./25. 3. 64). Ferner: im Diagramm der Standardstrecke **5** pro 1963 habe ich auch die Gesamtzahl der an jedem Abend auf **5** gesammelten Kröten eingetragen, unter denen auch solche sind, die wir bis 10 m innerhalb des Waldrandes sammelten. Diese Gesamtzahl, die meistens etwa das dreifache Standardstreckenmass erreicht, gibt ebenfalls ein Mass für die Aktivität eines Abends, da wir bis 23 h oder 24 h möglichst viele Kröten suchten. Es fällt aber auf, dass das Verhältnis zwischen Standardstrecke (offene Strasse) und Abendtotal (Strasse

und Waldrand) stark schwanken kann; besonders gross ist die Diskrepanz an
29. 3. 63.

Beide Erscheinungen beruhen darauf, dass die Wanderaktivität verschieden
Intensitätsgrade aufweist, wobei die Strassenfrequenz-Methode im Fall unsere
Landschaftssituation vor allem den höchsten Grad registriert. Beim 1. Grad
gibt es zwar Kröten in Wanderstimmung (weil die Wanderung an den Voraben
den schon angelaufen war); sie graben sich aber an diesem Abend nicht aus. Bein
2. Grad graben sich die Kröten zwar aus, bewegen sich aber kaum fort. Dies
„stationäre Wanderung“ ist für die ersten Wanderabende charakteristisch, wenn
die Bedingungen nicht sehr günstig sind. Typisch sind Herumsteher, die, wi
die Markierungen zeigten, an den nächsten Abenden wieder auf das gleich
Strassenstück heraustreten. Beim 3. Grad wandern die Kröten, wagen sich abe
nicht ins offene Feld hinaus, sondern bleiben unmittelbar innerhalb des Wald
randes stehen oder gehen dem Waldrand entlang (die auf **5** in Richtung **57** ziehen
den, p. 933). So entsteht die mit der eigentlichen Laichplatzorientierung inter
ferierende „Kulissenwanderung“ (HEUSSER, 1964). Beim 4. Grad, den wir au
der Strasse vor allem erfassen, ist die Wanderung am zügigsten; die Kröten ver
lassen den Wald in direkter Richtung zum LP. Als 5. Intensitätsgrad liesse sic
die in andern Populationen vorkommende Tagwanderung einstufen. Die be
gleichem Wetter mit der Zeit ansteigende Wanderfrequenz ist also der Ausdruc
für die bei vielen Kröten gleichzeitig zunehmende Wanderintensität, die eben
falls temperatur-, regen- und triebabhängig ist.

Grosse Differenzen zwischen der Standardstrecke und dem Abendtotal be
deuten, dass viele Kröten auf dem 3. Grad der Wanderbereitschaft stehen, s
dass sich am Waldrand viele stauen, aber nur wenige auf die Strasse heraustreten
Der Waldrand wirkt wie eine Schwelle, welche die Kröten nur unter Hemmun
überwinden. Die Schwelle ist umso höher, je früher, kühler und trockener de
Abend ist. Mit sinkender Abendtemperatur kommen immer weniger Kröten übe
die Strasse, während die Wanderung bis zum Waldrand noch anhält. Beginn
der nächste Abend mit einer günstigen Ausgangstemperatur, so löst sich di
Stauung, und viele treten gleich zu Beginn auf die Strasse heraus, wo sie von de
Frequenzzählung erfasst werden. Darin liegt der Grund dafür, dass von zwe
Abenden der zweite den höheren Strassenindex ergibt.

Eine sehr starke Diskrepanz zwischen Standardmass und Abendtotal bracht
der 29. 3. 63 mit dem Verhältnis 5:60 bei 8° C und R1. Es herrschte ein warme
böiger Wind, und die Stauung hinter dem Waldrand gegenüber der Leere auf de
Strasse war sehr auffällig. Die Kröten verhielten sich etwa so wie bei 5° C ur
diese Zeit (vgl. Vorabend). Um 23.00 h schlug das Wetter plötzlich um, und a
02.00 h fiel Schnee. Dieser Fall scheint für eine Wetterfühligkeit zu sprechen

Bei der Determinierung der Wanderfrequenz kann also noch ein von de
Landschaft gestellter Faktor (Waldrand) negativ in die Reizsumme eingehen. –

Der Grad der Wanderbereitschaft ist am gleichen Abend individuell verschieden: bei **5** geht z. B. ein Teil der Kröten dem Waldrand entlang; ein Teil steuert **1** direkt an; ein Teil staut sich am Waldrand, und ein Teil ist noch stationär oder vergraben.

Ein biologischer Sinn dieser Hemmung, aus dem Wald zu kommen, liegt wohl darin, dass die Kröten im Wald vor plötzlich einbrechenden Frösten besser geschützt sind und sich durchschnittlich leichter vergraben können als auf offenem Feld. Bei einem Thermostatdefekt in einem Kühlraum zeigte es sich, dass diejenigen Kröten, die sich leicht in die Erde ihres Gefässes eingewühlt hatten, während ca. 2 Tagen wenige Grade unter dem Gefrierpunkt gut überstanden, während die an der Oberfläche gebliebenen alle erfroren. Solche Frostperioden sind während der Wanderzeit im Freien gewöhnlich.

Das Aufsuchen des Waldes spielt im Herbst beim Beziehen der Winterquartiere eine Rolle (vgl. p. 969), aber auch auf der Frühjahrswanderung kehren manche Kröten, die den Wald schon verlassen haben, bei ungünstigen Bedingungen in diesen zurück (Markierungsergebnisse).

D. Die Sollzeit in meteorologischen Ausnahmejahren

Die unter gleichen Aussenbedingungen mit der Zeit zunehmende Wanderbereitschaft (Abschnitt B) spricht dafür, dass die Wanderung auf eine „Sollzeit“ angesetzt ist.

Verlängern wir die den Wandertrieb darstellende Linie nach links, so kommt sie einmal ganz oder asymptotisch auf den Nullpunkt, d. h. es müsste zu einem frühen Zeitpunkt der Fall eintreten können, dass Temperatur- und Regenbedingungen sehr günstig sind und dennoch keine Wanderung ausgelöst wird, weil es für die Kröten zu früh ist. Das ist tatsächlich der Fall. Der frühest mögliche Zeitpunkt für diese Beobachtung ist das Einwintern im Herbst. Die Kröten sind Mitte Oktober auch bei 13½° C und R2 nicht mehr zu aktivieren (p. 975). Im Winter findet man selbst bei Bedingungen, die Sommeraktivität gestatten würden, keine Kröten (z. B. 5. 12. 65: 11° C, R3).

Um das relativ autonome Erwachen des Wandertriebes im Frühjahr zu verfolgen, können extrem frühwarme Frühjahre und solche mit besonders später Schneeschmelze wie Experimente ausgewertet werden. Im letzten Dezennium waren 1957, 1961 und besonders 1966 frühwarme Jahre.

1957: Ich habe die Beobachtungen im Frühjahr 1957 im Churer Rheintal beschrieben (Heusser, 1960 a), als die Kröten nicht, wie es bei direkter Abhängigkeit von der Witterung zu erwarten wäre, schon im Februar an den LP erschienen, sondern die Wanderung im Vergleich zu Durchschnittsjahren nur um 5-7 Tage vorverlegten.

In Thalwil erschien das erste ♂ bei **1** am 9. 3.; die ersten Strassentoten warer ab 10. 3. zu finden. Am 11. 3. hatte **5** leichte Wanderung; am 13. 3. wanderter auf **5** 33 Kröten; am 16. 3. hatte es bei **1** noch keinen Laich; am 19. 3. herrschte bei **1** und **2** grosse Aktivität; am 19. und 20. 3. war die Anwanderung über **17** zu **3** noch in vollem Gang; am 24. 3. war bei **1** schon Nachlaichzeit, und von 3 und **4** begannen leere ♀♀ abzuwandern; es herrschte hier aber auch am 25. 3 noch Laichbetrieb. — Wie im Rheintal wurde die Fortpflanzungsaktivität im Vergleich zu Durchschnittsjahren nur um wenige Tage, im Vergleich zu den rela-tiv späten Jahren 1962-64 um ca. 10-14 Tage, vorverlegt.

Würden die Kröten in direkter Abhängigkeit von der Witterung wandern so hätten sie schon einen Monat früher erscheinen müssen. (Bei der Aussage dass die Kröten nicht wandern, ist natürlich immer vorausgesetzt, dass sie unter dem Einfluss des Wandertriebes hätten wandern können und nicht etwa durch Bodenvereisungen daran gehindert waren. Wenn der Boden gefroren war oder Schnee lag, habe ich das in den Diagrammen Abb. 3 a-c eingetragen. Die Gras frösche *(Rana temporaria)*, die im Beobachtungsgebiet etwas früher als die Erdkröten wandern, zeigen zusätzlich zu den Bodenschürfungen, die wir perio disch durchführten, dass ein Amphibium sich ausgraben und die Wanderung aufnehmen kann. Abende, an denen Grasfrösche wanderten, haben auf den Abb. 3 a-c ein „t").

1961 war ebenfalls ein frühwarmer Frühling. In Thalwil waren die Verhält nisse ähnlich wie 1957: 9. 3. erste Kröte, 17. 3. Laichen, 25. 3. LZ abgeschlossen

In jenem Jahr untersuchte KLEINSTEUBER (1964) in der Umgebung von Göttingen die Beziehung zwischen Bodentemperatur und Wanderung. In Normal jahren muss als Wanderbedingung die 4-5° C Isotherme in den Boden einge drungen sein (die Göttinger-Kröten wandern etwa gleichzeitig wie die Thal wiler-Kröten). 1961 erreichte die Bodentemperatur bei Göttingen ab Mitte Februar konstant die Höhe, die während der Wanderzeit die Wanderung aus lösen würde (5° C). Die Kröten wanderten aber wie bei uns erst ab 9. 3, mi Spitze um Mitte März, also etwa 2 Wochen früher als in den folgenden Jahren 1962-64, die nach Vergleichen seit 1950 als relativ späte Jahre zu gelten haben Das Jahr 1961 zeigte bei KLEINSTEUBER in der zweiten Februarhälfte und be sonders Ende Februar teilweise so günstige Temperaturen, wie sie z. B. 196 während der ganzen Wanderzeit in der ersten Aprilhälfte nicht aufgetreten sind ohne dass die Kröten wanderten.

1966 ist als Grenzfall interessant, weil seit über 100 Jahren, in denen das Wette in Zürich registriert wird, kein so warmer Februar mit einem Monatsmittel von 5,8° C (normal: 0,2° C) beobachtet wurde. Seit dem 25. 1., als der Schnee ge schmolzen war, sank das Tagesminimum bis zum 2. 3. nur einmal unter den Null punkt (Abb. 3 c). Die Krötenwanderung begann dieses Jahr schon Ende Februar aber wiederum erst, nachdem während rund eines Monats so günstige Bedingunger

geherrscht hatten, wie sie während der üblichen Wanderzeit Ende März/Anfang April selten vorkommen (das Monatsmittel im Februar lag über dem normalen Märzmittel von 4,2° C). Am 8. und 9. 2. lag die Abendtemperatur z. B. bei 9½° C resp. 8° C; beide Abende hatten R 4. Bodenschürfungen ergaben, dass die Regenwürmer (Lumbricus) im längst aufgetauten Boden bereits an der Oberfläche waren; Kröten waren aber noch keine aktiv geworden.

Die frühwarmen Jahre zeigen, dass die Wanderung der Erdkröte nicht gleichsam reflexartig auf steigende Temperaturen anspringt, sondern auf eine Sollzeit im Jahr angesetzt ist, die sich gegenüber den herrschenden Aussenbedingungen teilweise durchsetzen kann, was sich in einem in bezug auf das Wetter stark verzögerten Wanderbeginn in frühwarmen Jahren äussert. Nur nachdem wochenlang sehr günstige Wanderbedingungen geherrscht haben, wird die Wanderung in bezug auf die Sollzeit vorverlegt.

Jahre, in denen der Schnee ungewöhnlich lange liegen bleibt, zeigen umgekehrt, dass der Wandertrieb nicht durch eine vorangehende günstige Wetterperiode geweckt werden muss, sondern unabhängig davon, offenbar einem physiologischen Rhythmus folgend, erwacht. Das äussert sich darin, dass die Kröten unmittelbar nach der Eis- und Schneeschmelze am ersten genügend warmen Abend explosiv die Wanderung aufnehmen (1962 29. 3., 1965 21. 3.), selbst wenn sie an schattigen Stellen über Schneebänder wandern müssen.

Die Beobachtungen an der Erdkröte in Extremjahren sprechen dafür, dass der Wandertrieb auf Grund von relativ temperatur-unabhängigen jahreszyklischen Vorgängen erwacht (Jahre mit später Schneeschmelze), wobei dieser Prozess durch ungewöhnlich lang andauernde warme Witterung vor der Sollzeit etwas beschleunigt wird oder früher einsetzt.

E. Relative Temperatur-Unabhängigkeit der Aktivität

Dass die Amphibien in ihrem Verhalten temperaturabhängig sind, ist hinlänglich bekannt. Man stellt sich diese Abhängigkeit aber oft etwas zu direkt vor. In Wirklichkeit ist es bei der Erdkröte so, dass bei Temperaturen über dem Gefrierpunkt der Funktionskreis, in den die Tiere eingeklinkt sind, die kritische Temperatur für ein bestimmtes Verhalten festsetzt. Im März erwachen nur die Kröten, welche in diesem Jahr am Fortpflanzungsverhalten teilnehmen, was sich im letzten Sommer zu Beginn der Herbstwanderung entschieden hat. Die dieses Jahr nicht am LP erscheinenden Kröten erwachen erst Anfang Mai, weshalb die distalen Sommerquartiere, in denen sie zurückgeblieben sind, zur LZ “leer„ erscheinen.

Ein weiteres Beispiel für die relative Temperatur-Unabhängigkeit des Verhaltens ist die Tatsache, dass unter den gleichen Aussenbedingungen die ♀♀ durchschnittlich später erwachen als die ♂♂. Das äussert sich darin, dass der Prozentsatz der ♀♀ in den ersten Wandertagen tiefer ist als später (Tab. 1).

TABELLE 1

Anteil der ♀♀ an der Gesamtzahl der über **5, 6, 8** *und* **17** *anwandernden Kröten in der ersten und zweiten Hälfte der Wanderzeit:*

1963	18. 3.- 7. 4.:	744 (677, 67)	9 %
	8. 4.-14. 4.:	667 (562, 105)	15,7%
1964	14. 3.-30. 3.:	672 (628, 44)	6,5%
	31. 3.-10. 4.:	610 (513, 97)	13 %
1965	21. 3.-27. 3.:	242 (215, 27)	11,2%
	28. 3.- 4.4 .:	443 (355, 88)	19,9%
1966	5. 2.- 28.2.:	188 (177, 11)	5,9%
	9. 3.- 4. 4.:	121 (96, 25)	20,7%

Ich gehe mit SAVAGE (1961, p. 108) einig, wenn er findet, es habe wenig Sinn bei Amphibien eine Temperaturschwelle festsetzen zu wollen, unter der es „kein Aktivität" mehr gebe. Für bestimmte Verhaltensweisen lassen sich aber kritisch Temperaturen angeben, unter denen die betreffende Aktivität zwar nicht bei alle Individuen gedrosselt ist, die aber doch einen deutlichen Knick in der Frequenz kurve markieren. In diesem Sinn sinkt die kritische Temperatur für Frühjahrs wanderung mit fortschreitender Wanderzeit als Ausdruck des zunehmende Wandertriebes. Nach Abb. 4 liegt die kritische Temperatur für zügige Wanderun bei fortgeschrittener Wanderzeit bei 5-6° C. Bei 5° C kann man auf **5** noch bis z 30 Kröten finden. Unter 4° C ist die Wanderung schon sehr gedrosselt. Aus nahmen zeigen das physiologisch Mögliche: einzelne Kröten wandern noch be 4° C und Schneegestöber, und einen neuen Kälterekord brachte der 7. 4. 64, al einzelne bei 1½° C wanderten. Auch diese individuellen Variationen unter gleiche Bedingungen zeigen, dass man sich den Einfluss der Temperatur auf das Verhalte nicht zu direkt vorstellen muss.

F. VERSCHIEDENE WANDERZEITEN BEI BENACHBARTEN POPULATIONEN

Das zeitliche Verteilungsmuster der wandernden Kröten ist gerade in diese Hinsicht bemerkenswert: Seit 1953 beobachtete ich, dass die LZ der GW-Kröte etwas vor der der WW-Kröten liegt und seit 1955, dass auch die Wanderung de GW-Kröten immer etwas früher als die der WW-Kröten einsetzt. Die Differen liegt im Rahmen von etwa 5 Wanderabenden (das können bei Temperaturstürzer welche die Wanderung unterbrechen, natürlich entsprechend mehr Kalendertag sein) und bezieht sich auf den Beginn, Höhepunkt und das Ende der Wanderung Die Wanderzeiten der beiden Populationen überlappen allerdings stark. Di

Reihenfolge ist jedes Jahr gleich; nie kommen die WW-Kröten vor den GW-Kröten.

Beim Vergleich der. Strecken **5** und **8** mit **17** tritt die Differenz deutlich in Erscheinung (Abb. 3 b): der Hauptschub auf **17** kommt erst, wenn **5** und **8** bereits am Abklingen sind. Es hat aber regelmässig zu Beginn der GW-Wanderung über **5** und **8** auch eine kleine Frequenzspitze auf **17**. Das sind, wie Markierungen belegen, die distalsten GW-Kröten, die zu Beginn der GW-Wanderung am WW vorbeiziehen. Deutlich ist das spätere Wandern der WW-Kröten auch auf **8**, wo sich GW- und WW- Kröten zeitweise senkrecht kreuzen: 1963 habe ich bis um 9.4. die zum GW gerichteten und die zum WW gerichteten Kröten getrennt ausgezählt. Es traten erst ab 4. 4., vor allem ab 7. 4. zum WW gerichtete Kröten auf. Die Frequenzkurve der zum WW gerichteten Kröten auf **8** verläuft parallel der Kurve bei **17**, die der zum GW gerichteten auf **8** parallel zur Kurve von **5**. Der WW hat als Kaltluftsee ein etwas kühleres Mikroklima als der offen liegende GW. Dass es nicht in direkter Wirkung die etwas tieferen Temperaturen im **17**-Bereich sind, welche die WW-Kröten später aufbrechen lassen, zeigen die GW-Kröten, die unter gleichen Bedingungen — die Einzugsgebiete der beiden Populationen überschneiden sich bei **20, 21, 22, 17** und **8** — mit der Wanderung schon beginnen.

Die Standardstrecken — Methode bestätigt also mit den Markierungen zusammen den an sich merkwürdig klingenden Befund, dass die WW-Kröten aus dem gleichen Waldstück heraus durchschnittlich später aufbrechen als die GW-Kröten. — Dass benachbarte Populationen verschiedene LZ haben können, erwähnen auch SMITH (1954, p. 101, 129), MOORE (1954) und FRAZER (1953, 1966). Dasselbe lässt sich bei *Rana temporaria* beobachten, hat dort aber möglicherweise andere Ursachen (SAVAGE, 1961). Wenn LP mit ungleicher LZ in sehr verschiedenem Gelände liegen, könnte man Unterschiede im Mikroklima unmittelbar dafür verantwortlich machen, nicht aber, wenn die beiden Populationen aus dem gleichen Wald heraus kommen, wobei die zur gleichen Population gehörenden Kröten in tatsächlich verschiedenem Mikroklima (**5** und **17**) gleichzeitig wandern, die zu verschiedenen Populationen gehörenden am gleichen Ort (**17**, **8**) aber nacheinander. In einem der von FRAZER berichteten Fälle wandern die Kröten zu zwei nur knapp 200 m voneinander entfernten Weihern mit einer Zeitdifferenz von 1—2 Wochen. Die später aufgesuchten Weiher sind jeweils solche mit kaltem Wasser; die Anwanderung findet aber im gleichen Mikroklima statt für beide Weiher.

Im Rheintal haben bei Landquart und Zizers 2 Laichplätze in denkbar ähnlichem Mikroklima, die 4 km voneinander entfernt sind, Unterschiede in der LZ von bis zu 2 Monaten (Ende März bis Ende Mai). Die Ursache für die Populationsspezifität der LZ und Wanderzeit ist unbekannt; man könnte an eine Zeitprägung denken.

2. DIE WANDERUNG IN DIE SOMMERQUARTIERE

Nachdem sich die Kröten 1—3 Wochen am LP aufgehalten haben, ziehen si in die Sommerquartiere zurück.

Die ♀♀ machen nach dem letzten Laichschub innerhalb von Minuten ein totale Umstimmung durch, die sich am Umschlagen von Laichverhalten auf di Abwehrreaktionen gegen ♂♂ verfolgen lässt (HEUSSER, 1960 b). Die meisten ♀♀ verlassen den LP in der Nacht nach dem Ablaichen. Im Rheintal und am Garten weiher sah ich einzelne schon unmittelbar nach dem Ablaichen bei Tag wegziehen Die Abwanderung steht an Gerichtetheit und Penetranz der Laichplatzwanderun nicht nach. Die Kröten wandern oft noch zügiger, weil es um diese Zeit meisten wärmer ist als 2—3 Wochen früher während der Anwanderung.

Zuerst wandern nur die ♀♀ ab. War die Anwanderung schon beim Beginn de Laichens abgeschlossen, so sind nun die abwandernden ♀♀ die einzigen Kröten die man in einiger Laichplatzentfernung findet. Während am LP der Laichbetrie noch weiter geht, erreichen die ersten ♀♀ von **1** aus bereits **8, 11,** die **60**er Lini und von **3** aus **83**. Ein am 3. 4. 65 bei **3** abwandernd markiertes ♀ wurde z. B. an 7. 4. schon auf **83** wiedergefangen.

Die ♂♂ verhalten sich individuell sehr verschieden. Die meisten verlasse den LP nachdem die meisten ♀♀ abgewandert sind. Einzelne ♂♂ bleiben bis in de Mai am LP zurück, was für die Art typisch zu sein scheint, denn es liess sic regelmässig sowohl in Thalwil als auch im Rheintal und am Gartenweihe beobachten.

Auch die ♂♂ suchen ihre Sommerquartiere zügig und gerichtet auf, so das sich bei allabendlichen Kontrollfahrten die Abwanderung wie eine sich schne nach distal ausbreitende Welle darstellt (Tab. 2).

3. DIE LATENZPERIODE

Als Latenzperiode bezeichne ich die Zeit zwischen dem Erreichen der Somme quartiere durch die am LP gewesenen Kröten und dem Hervorkommen aller, auc der nicht am LP gewesenen Kröten.

Während die kritische Temperatur für lokomotorische Aktivität im Frühjah bei 5—6° C liegt, steigt sie im Sommer auf 11—12° C (Abb. 4). Meistens ist di Nachttemperatur in der zweiten Aprilhälfte, wenn die Kröten den LP verlasse noch nicht so hoch. Man findet dann in den distalen Bereichen nur die eben vo LP in den Sommerquartieren angekommenen Kröten. Auch diese verschwinde bei für Sommeraktivität ungünstigen Temperaturen noch einmal.

Das für diese Zeit charakteristische Verteilungsmuster zeigt eine Konzer tration abwandernder Kröten in LP-Nähe und eine nach distal immer dünne

werdende Besiedlung, welche niemals die im Sommer beobachtete Dichte erreicht. Da man den ♀♀ noch etwa 2 Wochen nach der LZ ansieht, ob sie am LP gewesen sind (eingefallener Bauch, helle Farbe) und praktisch alle ♂♂ am LP gewesen sind, lässt sich feststellen, dass um diese Zeit erst die am LP gewesenen Tiere aktiv sind, die Jungen, Subadulten und die nicht am LP gewesenen ♀♀ noch nicht. Je mehr die Abwanderung zum Abschluss kommt, desto weniger Kröten findet man in den Sommerquartieren unter sonst gleichen Bedingungen. Das bedeutet, dass die Kröten, die ihr Sommerquartier erreicht haben, ebenfalls noch einmal passiv werden und sich vergraben. Ist die Abwanderung abgeschlossen, so findet man an Abenden mit Temperaturen unter dem Sommerminimum (z. B. 8—9° C), die in der Wanderzeit grosse Aktivität bringen würden, überhaupt keine Kröten.

Auf Tab. 2 sind die Fänge von 13 Kontrollfahrten aus dem Jahr 1965 chronologisch zusammengestellt, welche Abwanderung vom LP, Latenzperiode und Erwachen zur Sommeraktivität charakterisieren: Am 3. 4. beginnt die Abwanderung von **3** auf **17,** während gleichzeitig die letzten Kröten zu **3** anwandern. In diesem Moment sind die distalen Gebiete völlig krötenfrei. Auch die Warteräume sind nur dünn besiedelt von Nachzüglern und vorprellenden, abwandernden ♀♀ (**8, 22**). Proximal (**17**) ist die Besetzung am dichtesten. Am 4. 4. ist die Situation ähnlich; **17** ist aber entlastet, weil die Anwanderung abgeschlossen ist. Am 5. 4. ist die erste Ausstrahlung auf **13** feststellbar, am 6. 4. auf **20**; die Konzentration ist immer noch deutlich proximal (**14, 17**). Am 7. 4. wird **11** erreicht; die proximalen **13**/**14** sind aber noch stärker besetzt. Rechtsseitig wird **20** und **21** überschritten, eine Welle erreicht **22**, vorauseilende ♀♀ passieren die 60er Linie und erreichen schon **83** und **85**, diesseits des Grates **23,** am nächsten Tag **25, 30** und vermehrt den **80**er-Raum. Am 9. und 10. 4. herrscht bei $5\frac{1}{2}$ resp. 8° C nur proximal Aktivität; die in den Sommerquartieren angekommenen Kröten sind verschwunden, was die Erhöhung der kritischen Temperatur nach dem Erreichen der Sommerquartiere demonstriert. Die Abwanderung ist fast abgeschlossen; die Besetzung bei **17** hat seit dem 3. 4. von 82 auf 6 Individuen abgenommen. Am 13. und 26. 4. herrscht reine Latenz: bei $5\frac{1}{2}$° C und R4 — Bedingungen, die in der Wanderzeit einige Aktivität gestatten würden — ist nur 1 Kröte zu finden. Am 2. 5. wandern proximal die letzten Kröten weg (Ende der Nachlaichzeit); die Sommerquartiere sind bei 11° C und R2 (sehr gute Bedingungen für Laichwanderung, untere Grenze für Sommeraktivität) in den distalen Bereichen leer, obschon die meisten Kröten ihre Sommerquartiere längst erreicht haben. Der 9. 5. bringt das erste Mal Sommeraktivität in diesem Jahr. Die proximalen Bezirke sind entlastet; bevorzugte Aufenthaltsräume wie **11, 12, 22** und **0** haben die dichtere Besetzung als die LP-Nähe (**17, 14, 5, 6**), und auch die distalten ♀♀-Quartiere im **80-90**er-Bereich sind mit der für den Sommer üblichen Dichte besetzt. Auch die nicht am LP gewesenen Jungen, Subadulten und ♀♀ sind jetzt hervorgekommen. Der 19. 5. zeigt eine zu tiefe Temperatur für Som-

Tab. 2

Protokolle zur Abwanderung und Latenzperiode 1965

Strassen	3.4.65. 9° C R1	4.4.65. 10½° C R1	5.4.65. 13° C R1	6.4.65. 11½° C R2	7.4.65. 8½° C R4	8.4.65. 8° C R3	9.4.65. 5½° C R3	10.4.65. 8° C R2	13.4.65. 5° C R2	26.4.65. 5½° C R4	2.5.65. 11° C R2	9.5.65. 12° C R3	10.5.65. 8½° C R3
5	2	5	—	—	3	2	1	—	—	—	—	3	—
6	1	1	2	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—
7	1	2	—	—	6	2	—	—	—	—	1	5	—
8	4		—	—	7	2	2	—	—	—	1	7	—
11			—	—	3	2	—	—	—	—	—	11	—
12			—	1	—	1	—	—	—	—	2	7	—
13			1	—	5	—	—	—	—	—	—		—
14				28	17	11	3	—	—	—	4	7	—
15	4	3	4	2	1	—	1	—	—	—	—	2	—
16	5	1	13	4	1	—	—	—	—	—	—	—	—
17	82	25	25	35	33	29	7	6	—	—	3	4	—
18				—	4		—	—	—				
19						—							
20				6	9	3	—	—	—				
21		1		—	4	2	—	—	—				
22	5	4	4	3	15	2	—	1	—	—	2	29	
23	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	1	7	—
24	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—
25	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	1	—
26			—	—	—	—		—		—	—	—	—
27	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
28		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—
30		—	—	—		5		—	—	—		9	—
31		—		—								1	
62	—				—		—						
63	—				1		—						
64	—				—		—						
65	—				—		—						
83		—	—		2	2		—	—	—	—	5	—
84		—	—			—		—	—	—	—	3	—
85		—	—		1	—		—	—	—	—	9	—
86		—	—		—				—				
87		—			—	2		—		—	—	2	—
88		—	—		—	2		—	—	—	—		—
90					—								
91		—	—		—	—		—	—	1	—	2	—
92					—								
95		—	—		—	—		—	—	—	—	1	—

Zahlen = Anzahl Kröten/Strassenstück, — = keine Kröten, leer = keine Fahrt.

meraktivität nach beendeter Abwanderung und Latenzperiode (8½° C, R3): nu 1 Kröte ist auf **22** zu finden.

Dieses Passivwerden bei Temperaturen, die früher Aktivität gestattet hä ten, muss einer Umstimmung entsprechen, in deren Verlauf die kritische Tempera

tur auf den im Sommer üblichen Stand erhöht wird. Wahrscheinlich erfolgt diese Umstimmung bei jeder Kröte sofort nach dem Erreichen des Sommerquartiers, sonst wäre die geringe Zahl der in den distalen Gebieten fangbaren Kröten nicht zu erklären. Mit dieser Umstimmung schliessen sich die am LP gewesenen Kröten dem Jahresrhythmus der übrigen an. Es liegt also wieder der Fall vor, dass der Funktionskreis, in den die Kröte eingeklinkt ist, die kritische Temperatur für die betreffende Aktivität bestimmt. Eine deutliche Latenzperiode zeigen Jahre, in denen die Abendtemperaturen erst nach der Abwanderung über 11-12° C steigen. In den drei Beobachtungsjahren 1963-65 wurde es jedesmal Mai, bis die Kröte wieder aktiv wurden.

Die Erdkröte gilt wie der Grasfrosch *(Rana temporaria)* als frühaktive, weil kälteresistente Art im Vergleich zu spät aktiv werdenden Arten wie *Bufo calamita*, *Hyla arborea*, *Bombina variegata* und *Rana esculenta*. Die Latenzperiode zeigt, dass bei der Erdkröte nur das „Fortpflanzungsdetachement" frühaktiv ist, das nach dem Abklingen der Fortpflanzungsaktivität noch einmal in die Winterpassivität zurückfällt und damit in den Jahresrhythmus der übrigen Tiere einschwingt. 1963-65 waren *Hyla arborea*, *Bufo calamita* und *Bombina variegata* in der Umgebung von Zürich vor dem Einsetzen der Sommeraktivität der Erdkröte aus der Winterruhe erwacht.

Diese Differenzierung der kritischen Temperatur nach Funktionskreisen wäre bei der Ermittlung von Vorzugstemperaturen (JUNGFER, 1943; STRÜBING 1954) nun zu berücksichtigen. Die Temperaturansprüche der Anuren können demzufolge nicht nur familien-, genus- und artspezifisch sein, wie es CUNNINGHAM und MULLALLY (1956) und MULLALLY und CUNNINGHAM (1956) sowie BRATTSTROM (1963) beschreiben, sondern innerhalb der Art auch funktionskreisspezifisch.

4. DIE SOMMERQUARTIERE

A. METHODE

Die Untersuchung der Sommerquartiere erschien zunächst wenig aussichtsreich, als wir nach der LZ 1963 damit begannen. In Unkenntnis der Latenzperiode und der im Sommer besonders ausgeprägten Regenabhängigkeit der Aktivität hätten wir beinahe aufgegeben, denn die mehreren tausend Kröten, die doch irgendwo vorhandensein mussten, schienen buchstäblich im Boden zu versickern, so dass wir bis Mitte Mai fast keine fanden. Erst um diese Zeit waren bei Regen und günstigen Temperaturen die Kröten zu finden. Unter solchen Bedingungen kann man auch im Sommer in zwei Stunden 50-70 Fänge machen.

Die Methode für das Bestimmen der Sommerquartiere war folgende: Wir fuhren im Auto zu zweit nachts mit Abblendlicht mit 5-10 km/h auf den im übri-

gen mit Fahrverbot belegten Waldstrassen, hielten bei jeder Kröte an und löschten das Licht, um das Vorgelände nicht zu beeinflussen. Diese Methode ist nur für adulte Kröten (kleinste ♂♂ = 50 mm) geeignet, so dass man behaupten kann, „alle“ gesehen zu haben. Für Jungkröten (2—4 cm) ist die Methode nicht repräsentativ, da es stark vom Strassenbelag abhängt, ob man sie sieht. Für zahlenmässige Vergleiche beschränke ich mich deshalb auf Adulte und Subadulte (ab 50 mm). Weil jede Kröte protokolliert und kartiert wurde, haben die Waldwege den Wert vergleichbarer Standardstrecken, jedoch mit dem Unterschied zu **5, 8** und **17** im Frühjahr, dass sie nur einsinnig kontrolliert wurden.

In den Jahren 1963-66 haben wir insgesamt 170 Kontrollfahrten unterschiedlicher Länge in den Sommerquartieren gemacht (inkl. Sommerquartierkontrollen während der LZ), davon:

1963	67	Fahrten, wovon	67	im Sommer (Ende LZ bis Einwintern)
1964	52	„ „	44	„ „ „ „ „ „
1965	45	„ „	32	„ „ „ „ „ „
1966	6	„ (nur LZ)		
Total:	170	„ „	143	„ „ „ „ „ „

Temperatur- und Regenangaben: Die meisten Kontrollfahrten dauerten von der Dämmerung an ca. 2 Stunden. Im Sommer sinkt die Temperatur in dieser Zeit kaum mehr als um 1—2° C. Innerhalb des Gebietes gibt es gleichzeitig Temperaturunterschiede der gleichen Grössenordnung. Als massgebende Temperatur nehme ich deshalb die Messung bei **5/57** (warmes Mikroklima) am Ende der Kontrollfahrt. Den Faktor „Regen“ teile ich in die gleichen 4 Grade ein wie im Frühjahr (s. p. 934).

Um aussagen zu können, dass es auf einer Strecke „keine“ Kröten gibt, muss man die Strecke unter optimalen Bedingungen (z. B. 15° C, R4) befahren. Findet man auf 1—2 solchen Fahrten keine Kröten, so darf man sagen, es gebe hier in diesem Sommer keine oder sehr wenige Kröten, weil ein unbesetztes Strassenstück im gleichen Sommer erfahrungsgemäss keinen Zuzug erhält; dagegen kann es im nächsten Sommer dennoch besetzt sein.

Die Fangeintragung ist in ungünstigen Fällen (gleichförmige Strecken) auf ca. 20 m genau möglich, was etwa der gleichen Toleranz entspricht, mit der ich auf den Plänen aus Darstellungsgründen rechnen muss. WF am gleichen Ort heisst also, dass eine Kröte innerhalb der gleichen 20 m wiedergefangen wurde.

Da die Begriffe Territorium und Revier eine aktive Begrenzung und Verteidigung implizieren (Hediger, 1956), solche Verhaltensweisen bei der Erdkröte aber nicht zu beobachten sind, wohl aber Ortstreue, nenne ich die Aufenthaltsorte der Kröten Sommerquartiere in der neutralen Bedeutung des englischen „home range“ (Cunningham, 1960).

B. Die Aktivitätsbedingungen im Sommer

1. *Temperatur.*

Wie erwähnt, liegt die kritische Temperatur für Sommeraktivität erheblich höher als für Fortpflanzungsaktivität. Um die Abhängigkeit von Temperatur und Regen darzustellen, habe ich die durchschnittliche Anzahl Kröten pro Abend auf den 1963-65 am häufigsten kontrollierten Routen **11-12-13** + **22-23-24-25** bei gleicher Temperatur für die vier Regengrade getrennt aufgezeichnet (Abb. 4).

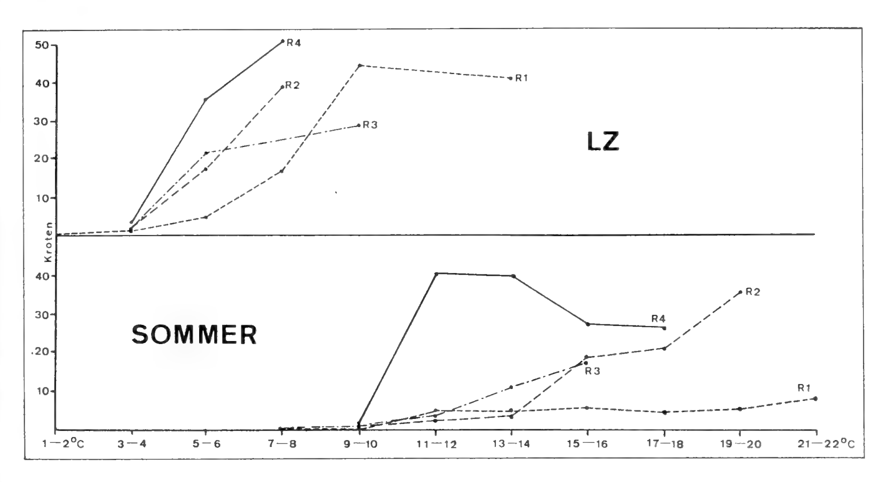


Abb. 4.

Temperatur-Abhängigkeit der Kröten-Anzahl auf den kontrollierten Strassenstücken in der Laichzeit (LZ) und im Sommer für die Regengrade R 1-4.
LZ: durchschnittliche Anzahl Kröten auf den Strecken **5**, **8** und **17** bei fortgeschrittener Laichwanderung. Sommer: durchschnittliche Anzahl Kröten auf **11-13** und **22-25** im Sommer.

Damit die Bedingungen für Sommeraktivität weder durch die tiefe kritische Temperatur auf der Abwanderung im Frühjahr noch durch Verschiebungen der Anzahl Kröten pro Strassenstück wegen der Herbstwanderung verwischt werde, habe ich nur Kontrollfahrten von sechs Wochen vor bis acht Wochen nach dem 21. 6. berücksichtigt (10. 5.—16. 8.); während dieser Zeit sind die meisten Kröten ortstreu.

Eine Temperatur von 11—12° C ist kritisch für Sommeraktivität. Bei 9—10° C gibt es auch unter sonst optimalen Bedingungen (R4) nur sehr wenige Kröten, darunter überhaupt keine. Die 11—12° C Grenze entspricht also etwa der 5—6° C Grenze bei fortgeschrittener Wanderzeit im Frühjahr. Martof (1953 a) und Goin und Goin (1957) fanden bei *Rana clamitans*, resp. *Hyla squirella* eine ähnliche Temperaturabhängigkeit der Aktivität.

2. *Regen.*

Der Regen wirkt auf die Sommeraktivität ebenfalls anders als auf die Frühjahrswanderung. Während im Frühjahr der Regen bei allen Temperaturen, die Wanderung gestatten, eine Frequenzerhöhung bringt, aber auch für hohe Wanderfrequenzen nicht nötig ist wenn die Temperatur genügend hoch ist, wird der Regen im Sommer eine unerlässliche Bedingung für hohe Aktivität: R4 lässt die Frequenz schon bei der kritischen Temperatur von 11—12° C auf das Maximum ansteigen, bei R3 ist die kritische Temperatur auf 13—14° C erhöht, bei R2 auf 15—16° C und bei R1 bleibt die Frequenz überhaupt auf dem Niveau der für Sommeraktivität minimalen Temperatur von 11—12° C, auch wenn es 20° C warm ist. Den Kurven der vier Regengrade nach zu schliessen, wirkt der Regen als eigener Faktor, nicht vor allem als warmer Regen, denn je mehr es regnet, desto kühler darf es für eine bestimmte Aktivität sein.

Dass die Frequenz mit zunehmender Temperatur nicht mehr ansteigt, wenn es trocken ist, fand DOLE (1965 a) auch bei den Regenexkursionen von *Rana pipiens;* es könnte mit der erhöhten Wasserverdunstungsrate bei warmem Wetter zusammenhängen (vgl. CUNNINGHAM, 1960 über *Batrachoseps pacificus*; BELLIS, 1962 a über *Rana sylvatica* und DUMAS, 1966). *Rana temporaria* erweist sich in unserem gleichen Beobachtungsgelände ebenfalls als sehr regenabhängig und macht wie *Rana pipiens* (DOLE) bei Regen Exkursionen in sonst nicht bewohnte Gebiete.

Das Ansprechen auf den Regen erfolgt unmittelbar wie in der LZ, was im Sommer wegen des grösseren Gebietes und der oft lokal begrenzten Gewitterschauer noch auffälliger ist, weil die Situation von Minute zu Minute und von 100 m zu 100 m von R1 zu R4 wechseln kann. Bei einsetzendem Regen treten schlagartig mehr Kröten auf die Strassen heraus.

3. *Dämmerungsgrad.*

Ein bestimmter Dämmerungsgrad ist im Sommer wie in den LZ unbedingtes Erfordernis für Aktivität und zwar der gleiche, soweit man das von blossem Auge beurteilen kann. Die Kröten sind also im Hochsommer erst etwa ab 21 h zu finden, tagsüber aber auch unter sonst optimalen Bedingungen nicht. Am Nachmittag des 16. 6. 65 waren z. B. bei 20° C und R4, einem starken Gewitterregen, der nachts höchste Aktivität brächte, keine Kröten zu finden, obschon es im Wald sehr düster war.

C. VERTEILUNGSMUSTER UND VORZUGSBIOTOP

Die Kröten haben von Anfang Mai bis ca. Mitte August in der Regel fest etablierte Sommerquartiere. Auf den Kontrollfahrten fiel sofort auf, dass die Kröten nicht homogen auf den Landforst verteilt sind, sondern dass es „Nester“

und „tote Stellen“ neben sporadischer Besiedlung gibt. Die Besiedlungsdichte eines bestimmten Strassenabschnittes bleibt aber im Laufe des Sommers gleich, soweit man das mit der Kontrollfahrten-Methode feststellen kann; jedenfalls finden keine grossen Verschiebungen statt, was durch die Markierungen bestätigt wird.

Für einen Vergleich der Besiedlungsdichte auf den verschiedenen Strassenstücken verwende ich alle Strassenstücke, die zwischen 10. 5. und 16. 8. wenigstens 2 mal kontrolliert wurden. Die Anzahl der in einer Sommersaison auf einem Strassenstück gefundenen Kröten teile ich durch die Anzahl Fahrten auf dieser Strecke und reduziere diese durchschnittliche Strassenfrequenz auf eine Strecke von 100 m. So bekommt z. B. die 300 m lange Strecke **28,** auf der 1963 auf 13 Fahrten zusammen 24 Kröten gefunden wurden, den Index: 24:13:3 = 0,6. Diese Indices (Tab. 3) zeigen die relative Siedlungsdichte in der das Strassenstück säumenden Waldpartie pro Sommer an, geben aber keinen Anhaltspunkt zur Beurteilung der realen Siedlungsdichte, die wesentlich höher liegt.

Tab. 3

Relative Besiedlungsdichte im Sommer
(Anzahl Kröten/Fahrten/100 m)

Strasse	1963	1964	1965	Strasse	1963	1964	1965
5	0,2	0,1	0,2	40			0,08
6/7	0,1	0,3	0,3	41	0,4		
8	0,8	0,5	0,4	43			—
9	0,3			46			—
10	1,5	0,8		47			—
11	1,1	0,5	0,3	49			—
12	0,8	0,5	0,5	50		0,1	
13	0,3	0,2	0,06	52		—	—
14		0,5	0,4	53		0,2	
15	0,1	0,3	0,3	54			—
16	0,05	0,08	0,05	55	0,5		
17	0,3	0,2	0,2	56		0,2	0,2
18	—	—	0,3	62	0,1	—	—
19	0,3	—	0,7	63	0,06	0,05	—
20	0,06	0,04	0,07	64	0,02	—	—
21	0,1	—	0,2	65	0,2	—	0,06
22	1,1	0,5	0,7	81	0,3	0,2	
23	1,4	0,8	0,9	82	—	0,02	
24	1,7	0,7	0,6	83	0,8	1,0	0,4
25	0,5	0,3	0,2	84			0,08
26	0,2	0,2	0,07	85	—	0,4	0,2
27	0,3	0,2	0,02	86	0,6		
28	0,6	0,3	0,2	87		0,5	0,06
29	0,3	0,1	0,2	88		0,5	0,1
30	0,2	0,1	0,1	90	0,2		
31	0,2	0,4		91		0,5	0,07
32		1,2	1,0	92	0,2	—	
35		0,2		94	0,3		
39			0,08	95	—	0,03	0,04

— = keine Kröten, leer = weniger als 2 Kontrollfahrten, fehlende Strassenstücke: in keinem Jahr 2 und mehr Fahrten

Demnach sind z. B. im Sommer 1963 **10, 11** sowie **22-24** am dichtesten besetzt. Distal nimmt die Besiedlungsdichte allmählich ab. Überraschenderweise sind auch die proximalen Strecken in allen Sommern sehr dünn besiedelt. Die im Frühjahr am stärksten frequentierte Standardstrecke **5** ist im Sommer schwächer besetzt als eine Strecke so distal wie **28**. Im Südosten läuft die Besiedlung in den **50**er Parallelstrassen, wo man nur noch vereinzelte Kröten findet, allmählich aus. In dem an **54** angrenzenden Wiesland fanden wir keine Kröten und auch die von **67** aus nach Südosten führende Waldbrücke ist krötenfrei, bis man nach etwa 1½ km auf die ersten, nach 2 km auf eine dichtere Besiedlung der zum Horgen-Bergweiher gehörenden Population stösst. Da die distalsten Kröten im **50**er Raum noch durch Markierungen erwiesene GW-WW-Kröten sind, bleiben die Thalwilerpopulationen auch im Zustand grösster Expansion durch einen etwa 1½ km breiten krötenfreien Raum von der Bergweiherpopulation getrennt.

Nördlich vom GW hat nur ein kleiner Bruchteil der **1**er-Kröten im Wäldchen bei **58** das Sommerquartier. Auf der in Fortsetzung von **58** 1 km in Richtung Nordnordwest führenden Strasse fanden wir auf wenigstens 100 Fahrten — auch vor 1963 — nie eine Kröte. Erst in dem reichlich 1 km vom GW entfernt beginnenden Waldstück in Rüschlikon treten wieder einzelne Kröten auf. Das sind die „Leilöcher"-Kröten, deren Besiedlung in den „Langen Tannen", im „Chopfholz" und in der „Egg", 2—3 km von **1** entfernt, am dichtesten ist. Auf der Werkstrasse der N3 (Fortsetzung von **61**) fanden wir auf 10 Fahrten keine Kröten. Beim „Brand" (**96**) sahen wir einmal 1 Jungtier. Die zu allen Kontrollfahrten auch vor 1963 benützte Anfahrtsstrasse von Thalwil her (ca. 200 Fahrten) brachte einen einzigen Fang 1965. Die erwähnten nördlichen Strassen sind im Unterschied zu den Waldstrassen befahren. Wir fanden darauf ausser auf **57** und **58** während der LZ nie überfahrene Kröten. Die GW-WW-Populationen sind demnach auch von der nächstnördlichen Population der Leilöcher durch einen 1—1½ km breiten Raum getrennt. Die krötenfreien Räume zwischen den Populationen sprechen dagegen, dass Kröten den Populationsraum verlassen, oder dass neue Kröten einwandern würden.

Dass sich die Kröten im Süden bis 3 km, im Norden nur wenige 100 m vom LP entfernen, liegt sehr wahrscheinlich daran, dass die Kröten waldfreies Gelände meiden; denn die Bindung an den Wald ist sehr ausgeprägt: auf den östlich der Waldwege **81-94** ausserhalb des Waldes liegenden Feldwegen haben wir nur ganz vereinzelte Kröten gefunden. Im Westen gehen die Kröten bis zur Sihl hinunter (**10, 39, 40**), wohin auch der Wald reicht. Weitaus die meisten der GW-WW-Kröten leben also im Sommer im Wald und zwar, wenn man die Verteilung im Süden und Westen mit der im Norden und Osten vergleicht, weil sie den Wald gegenüber dem offenen Wiesland bevorzugen. Da die Thalwiler-Populationen von den Horgenbergweiher- und Leilöcherpopulationen durch

leere Räume getrennt sind, können wir behaupten, auf den Kontrollfahrten den ganzen Expansionsraum der Thalwiler-Populationen erfasst zu haben. Er ist praktisch mit dem Landforst identisch und entspricht einem Geviert von $3{,}25 \times 1$ bis $1\frac{1}{2}$ km (ca. 4 km^2).

Rana sylvatica (BELLIS, 1962 a) und *Rana aurora* (DUMAS, 1966) sowie der in unserem Gebiet häufige Grasfrosch *(Rana temporaria)* bevorzugen ebenfalls deutlich den Wald als Sommerbiotop. In andern Gegenden lebt die Erdkröte auch in offenem Gelände; O. v. FRISCH (1965) fand in Südfrankreich einige sogar in der offenen Crau.

Zur Ermittlung von Vorzugsbiotopen bei Amphibien ist die Strassenkontrolle auf lebende Individuen ebenso geeignet wie das Auszählen von Überfahrenen oder der in einen künstlichen Graben gefallenen (ANDERSON, 1952).

Die dichteste Besiedlung ist in einem Gürtel von etwa 500—1500 m Entfernung von den LP zu finden. Weiter als 2000 m entfernte und ganz LP-nahe Bereiche sind gleicherweise im Sommer dünn besiedelt. Innerhalb des dicht besiedelten Gürtels treten von Sommer zu Sommer Verschiebungen in der Siedlungsdichte bestimmter Strecken auf: 1963 waren **10-11** und **22-24** mit Indices von 1,1—1,7 am dichtesten besiedelt; die **80**er-Route war schwach besetzt. 1964 war dagegen **10-11** und **22-24** relativ entlastet zugunsten von **83-91**. 1965 war **11** noch dünner besiedelt; **22-24** hatte wieder etwas zugenommen und die Besetzung auf der **80**er-Linie war wieder stark zurückgegangen.

Kriterien, nach denen eine Strecke innerhalb des dicht besiedelten Gürtels stark oder schwach oder von Jahr zu Jahr in wechselnder Dichte besetzt wird, fand ich nicht. Bei *Rana temporaria* ist z. B. im gleichen Gebiet eine starke Bindung an die Umgebung von Sumpfwiesen auffällig, so dass **7, 12,** die südlichen Teile von **11** und **13,** dann wieder **22** und **26** stark besetzt sind. Bei der Erdkröte kann von zwei benachbarten Parallelstrassen die eine dicht, die andere dünn besiedelt sein (**22-24** im Vergleich zu **30**); oder auf einem Strassenstück kann die Besiedlung plötzlich abbrechen. Für den Beobachter erscheint z. B. **95** einfach als Fortsetzung von **87-88-91**; die Krötenbesiedlung setzt aber genau von der Kreuzung mit **92** an brüsk aus: Auf 42 Kontrollfahrten haben wir nur 4 Kröten (davon eine markierte Ortsfremde) auf **95** gefunden. Das war 1964 besonders auffällig, als **87-88-91** dicht besetzt waren: auf 23 Fahrten fanden wir auf **87** 48 Kröten, auf **88** 17, auf **91** 41, auf **95** während der gleichen Fahrten nur 2, wovon 1 die erwähnte Ortsfremde war. Das jährlich wechselnde Besiedlungsmuster spricht eher dafür, dass dabei populationsdynamische oder die Orientierung betreffende Faktoren im Spiel sind, als solche des Biotops oder Mikroklimas (wie Beforstungsart, Sonneneinstrahlung etc.), weil letztere nicht so schnell wechseln.

Da wir die Ursachen des spezifischen Verteilungsmusters der Kröten in den Sommerquartier-Räumen nicht kennen, lässt sich die Besiedlungsweise nur deskriptiv charakterisieren: Es sieht aus, als ob es „Konventionen" gäbe dafür,

wo man sich als Kröte dieser Populationen vorzugsweise aufzuhalten hat und wo nicht. Bevorzugte Aufenthaltsorte liegen in einem Gürtel von 500—1500 m LP-Entfernung; innerhalb dieses Gürtels kann die relative Besiedlungsdichte von Jahr zu Jahr ändern. Allgemeiner Vorzugsbiotop ist der Wald. Die Nähe der LP wird gemieden. Bestimmte Strecken innerhalb des Gürtels dichter Besiedlung stehen zusätzlich unter Tabu. Diese Konventionen werden von eingeführten Ortsfremden nicht beachtet, weil sie sie offenbar nicht kennen. Das spricht dafür, dass auf dem Populationsniveau gültige Kriterien massgebend sind (Populationsdynamik, Orientierung), nicht nur solche des artspezifischen Vorzugsbiotops.

D. Die Markierungsergebnisse

Die WF der in der LZ an den LP **1, 2** und **3** markierten Kröten im folgenden Sommer zeigen stichprobeweise die als Sommerquartiere bevorzugten Waldpartien der betreffenden Populationen. Die WF der in den Sommerquartieren auf den Strassen markierten Kröten in der folgenden LZ an den LP ergänzen und bestätigen jeweils dieses Verbreitungsmuster. Alle WF wurden thematisch gruppiert in Raum-Zeit-Tabellen wie Abb. 5—7 aufgeführt. Die folgenden Darstellungen beziehen sich auf diese Tabellen, von denen nur 3 Beispiele (Abb. 5—7) publiziert werden.

1. *Die Sommerquartiere der* **1***er-Kröten.*

Die in der LZ 1963 in **1** markierten Kröten (Abb. 5) zeigen, dass die **1**er-Kröten vorwiegend in die rechtsgelegenen Sommerquartiere gehen, einzelne aber auch nach links, darunter 1 am Nordrand des GW ausgesetztes ♂. Man beachte, dass von den 7 WF auf **5** 4 auf der Abwanderung im April gemacht wurden; im Sommer gibt es also nur 3 WF auf dieser in der LZ am meisten frequentierten Strecke — weniger als im distalen Gebiet um **23-24**. Die **1**er-Kröten sind also wesentlich an der dichten Besetzung von **22-24** im Sommer beteiligt.

Eine Gruppe von **1**er-Kröten wurde in der LZ im WW-LP **3** ausgesetzt. Von diesen GW-Kröten gibt es 2 Sommer-WF, die sich in die Sommerquartiere der von **1** aus abgewanderten einfügen.

Von den über **5** in der LZ zu **1** anwandernden Kröten ist auf Grund von andern Markierungsversuchen bekannt, dass sie fast zu 100% zum LP **1** gehören. Die Sommer-WF solcher über **5** zu **1** anwandernd markierter Kröten zeigen das gleiche Verbreitungsmuster wie die in **1** selbst markierten: Bevorzugung der vom Krebsbach aus rechts gelegenen Gebiete (**22**); einzelne ziehen nach links.

Eine Verfrachtung von **5**er-Kröten hinter den Büchel (Abb. 2 „Bü") auf die linke Seite des Weihers brachte im Sommer 3 WF in rechts gelegenen Sommer-

quartieren, d. h. diese Kröten glichen auf der Wanderung in die Sommerquartiere die Verfrachtung während der LZ aus.

Die Abb. 7, auf der die in den Sommerquartieren 1963 auf den Strassen markierten Kröten eingetragen sind, von denen in der LZ 1964 WF im LP **1**

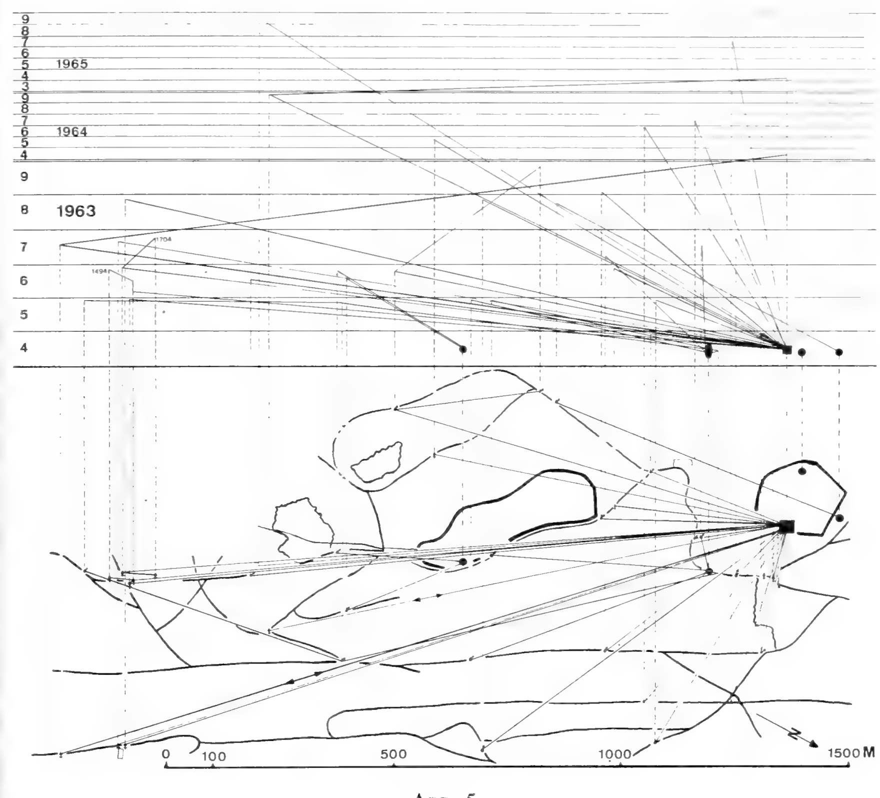


ABB. 5.

Viederfänge von in der Laichzeit 1963 markierten Gattikerweiher-Kröten (**1**) in den Sommer-uartieren. Unten: Planskizze. Oben: Kalender. Quadrat: am Fangort (LP **1**) ausgesetzte Grup-en. Punkte: Aussetzungsorte verfrachteter **1**er Kröten. Die Wanderrichtung verläuft im Sinne er aufsteigenden Fang-Wiederfang-Verbindungslinien im Kalender. 2 Kröten wurden in den aichzeiten 1964 resp. 1965 in **1** wiedergefangen. Kleine Zahlen: Nummern der im Text erwähnten Individuen. Kleine Punkte: WF-Daten.

ınd auf **5** vorliegen, bestätigt mit komplementärer Methode das Verteilungs-nuster der **1**er-Kröten im Sommer 1963.

Die Verbreitung der in der LZ 1964 in **1** und auf **5** markierten Kröten im ommer 1964 entspricht wesentlich der von 1963: Meiden der LP-Nähe, Bevor-ugung der rechten Seite; einzelne wechseln nach links hinüber. Auf **22-25** gibt s in diesem Sommer nur 1 WF; die meisten beziehen **83-87, 88-91**. Dieser Wech-el entspricht der allgemeinen Verschiebung der Siedlungsdichte von 1963 zu

1964. Die Markierungen zeigen, dass die **1**er-Kröten an dieser Verschiebung stark beteiligt sind. — Die in der LZ 1964 über **5** anwandernd Markierten fügen sich in dieses Bild ein.

Wiederum bestätigt die komplementäre Methode (LZ-WF in **1** 1965 von im Sommer 1964 auf den Waldstrassen markierten Kröten) das Verteilungsmuster der **1**er-Kröten im Sommer 1964.

Die 1965 in der LZ in **1** und auf **5** markierten Kröten brachten nur 4 WF im Sommer 1965 (wenige Markierungen und Kontrollfahrten).

2. *Die Sommerquartiere der* **2***er-Kröten.*

Kröten aus dem LP **2** wurden nur in der LZ 1963 in genügender Zahl markiert. Die aus dem LP **2** abwandernden bevorzugen deutlich die linksgelegenen Sommerquartiere (**8, 10, 11, 13**), was zeigt, dass die starke Besetzung auf **10** und **11** im Sommer 1963 wesentlich auf der Beteiligung der **2**er-Kröten beruht.

Eine Verfrachtung von **2**er-Kröten in den WW-LP **3** in der LZ 1963 brachte im Sommer 1963 3 WF in linksgelegenen Gebieten: 1 auf **10,** 1 auf der Kreuzung **8/11** und 1 auf **13**. Diese Kröten haben die Verfrachtung während der LZ auf ihrer Wanderung in die Sommerquartiere ausgeglichen.

Die wenigen 1964 in **2** markierten Kröten brachten 1 WF links.

3. *Die Sommerquartiere der* **3***er-Kröten.*

In der LZ 1963 machten wir eine Verfrachtung von **3**er-Kröten zu **1**. Mit 2 Ausnahmen suchten alle WF rechtsgelegene Sommerquartiere auf, die den Standorten der 1964 und 1965 in **3** selbst markierten **3**er-Kröten entsprechen. D. h., dass die von **1** aus abwandernden **3**er-Kröten die Verfrachtung distanzmässig kompensiert haben, indem sie etwa doppelt so weit gewandert sind, als sie es normalerweise tun.

Mit den auf **17** Anwandernden (vorwiegend **3**er-Kröten) habe ich verschiedene Verfrachtungsversuche durchgeführt: Aus dem LP **2** kamen 3 ins rechte Gebiet zurück (Kompensation von Richtung und Distanz), von einer Aussetzung auf **7** liegen ebenfalls 2 WF rechts vor (Kompensation der Distanz).

In der LZ 1964 markierten wir eine kleine Gruppe in **3,** die nur rechtsgelegene WF, vor allem auf **22** brachte. Auf **17** anwandernd Markierte brachten ebenfalls 2 WF rechts. Alle Sommer-WF wurden auf **22-24** gemacht, was dafür spricht, dass die Abnahme der Siedlungsdichte auf dieser Strecke im Sommer 1964 vor allem auf dem Abzug der **1**er-Kröten beruht.

Im Sommer 1965 liegen von den in der LZ in **3** Markierten nur 3 WF vor, 2 rechts, 1 links. Von den über **17** anwandernd Markierten gab es nur rechte WF mit deutlicher Bevorzugung von **22-24**. Eine Verfrachtung von über **17** an-

wandernden Kröten zu Kreuzung **5/6/18** brachte ebenfalls vor allem WF auf **22-24**, was bedeutet, dass diese Kröten die Verfrachtung distanzmässig kompensiert haben, indem sie doppelt so weit gewandert sind, um in den **22-24**-Bereich zu gelangen.

Auch bei der WW-**3**-Population bestätigt die komplementäre Methode, bei der in den Sommern auf den Strassen Markierte in den folgenden LZ am LP **3** wiedergefangen werden, das ermittelte Verbreitungsmuster.

E. Ortstreue in den Sommerquartieren

Die Frage, ob die Kröten — einmal in den Sommerquartieren angelangt — vorwiegend ortstreu bleiben oder ständig umhervagabundieren, ist abgesehen von der allgemeinen Kenntnis der Lebensweise auch wichtig für die Beurteilung des Orientierungsproblems auf der Laichwanderung. Davon hängt es ab, ob man bei bestimmten Verfrachtungsversuchen billigerweise annehmen kann, die Kröten seien in einem ihnen landschaftlich unbekannten Gelände ausgesetzt worden.

Abb. 6 enthält die in den Sommermonaten 1963 im Landforst markierten Kröten, von denen noch und nur im gleichen Jahr WF vorliegen (eine analoge Tabelle wurde für den Sommer 1964 ausgearbeitet). Ein Blick auf den Kalender zeigt, dass in der Zeit vom Mai bis August (vor allem Juni-Juli) die senkrechten Tendenzen (= Ortstreue) dominieren, während oben (im Herbst) grosse Verschiebungen stattfinden. Die Senkrechten zeigen an, dass eine Kröte mehrere Male am gleichen Ort wiedergefangen wurde. Bei den Verschiebungen sind 2 Typen gut zu unterscheiden: Ortsbewegungen über kurze Distanzen und solche über längere Distanzen. Werden Kröten, die kleine Ortsbewegungen durchführen, mehrere Male wiedergefangen, so zeigt es sich oft, dass sie mehrere Male den gleichen Weg hin und zurück gehen (Zickzacklinien im Kalender). Diese kurzen Exkursionen haben einen Aktionsradius von 50-150 m, häufig um 100 m. Sie sind nicht LP-bezogen, was man daran sieht, dass sie sich in bezug auf die Saisonwanderungen regellos dem LP nähern oder sich davon entfernen oder senkrecht zu den möglichen LP-Richtungen verlaufen. Sie entsprechen wie die Senkrechten dem Sommerverhalten, indem sie wie diese gegen den Herbst hin verschwinden, wann sie einsinnigen, eindeutig LP-gerichteten Herbstwanderungen über grössere Distanzen hinweg Platz machen. — Da ich nicht nach Verstecken gesucht und die Kröten auch nicht auf ihre Feinbewegungen hin verfolgt habe, wie es Dole (1965 a) bei *Rana pipiens* mit Fadenspulen machte, weiss ich nicht, ob die Zickzacklinien dem Aktionsradius in einer Nacht entsprechen (eine Kröte kann diese Distanzen natürlich leicht in wenigen Stunden zurücklegen), oder 2 bis mehreren Verstecken, die nur von Zeit zu Zeit aufgesucht werden, wie es Cunningham (1960) bei *Batrachoseps pacificus* vermutet.

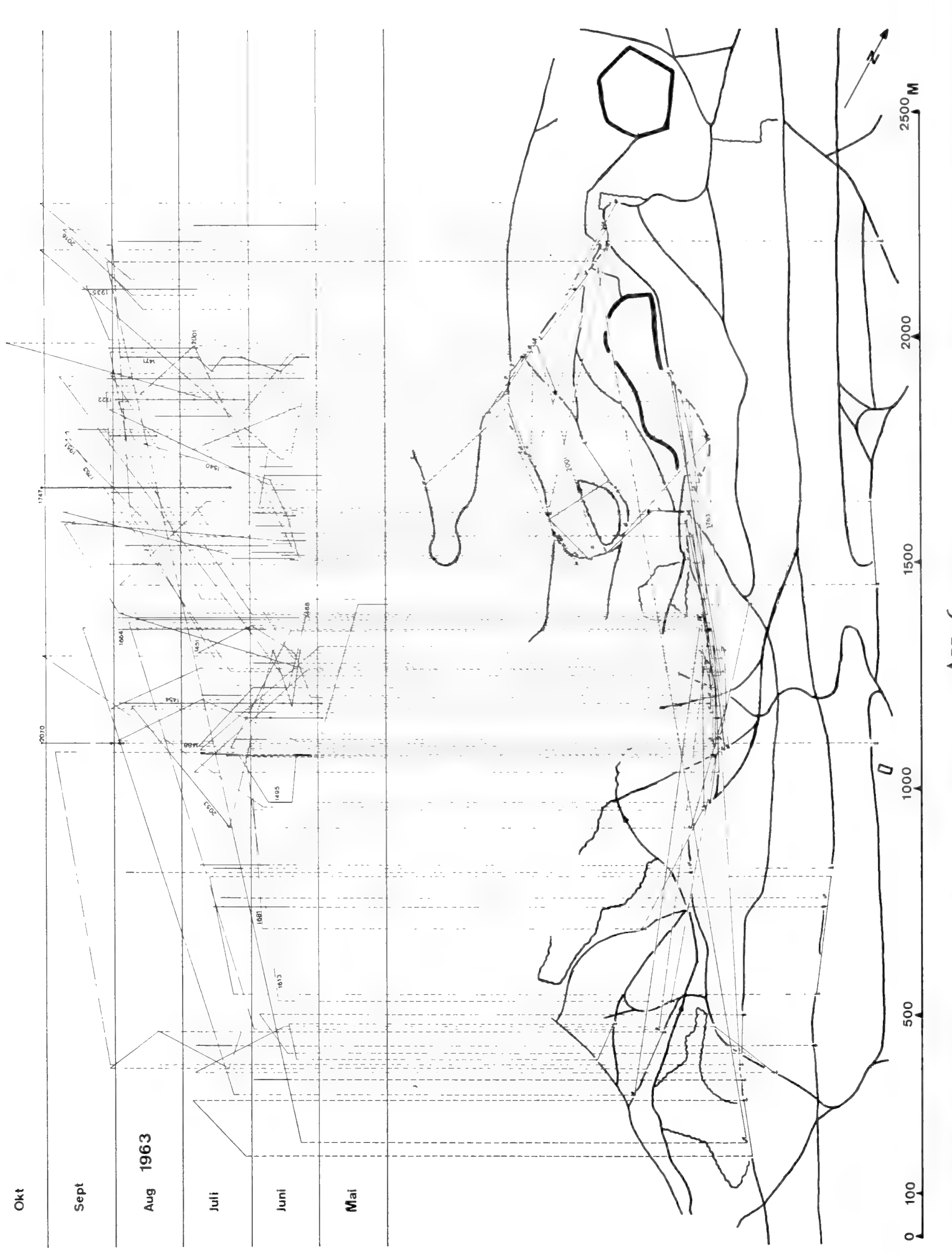

Okt
Sept
Aug
1963
Juli
Juni
Mai
0
100
500
1000
1500
2000
2500 M
N

ABB. 6.

Um zu beurteilen, ob auch grössere Wanderungen innerhalb des Sommers stattfinden, muss man sehen, ob es grosse Ortsbewegungen gibt, die nach der Etablierung der Sommerquartiere im Mai beginnen und vor Beginn der Herbstwanderungen enden. Auf Abb. 6 rücken die distalsten ♀♀ (Nr. 1613 und 1681) schon im Hochsommer proximalwärts und ♂ Nr. 2001 macht bei **12-8-13** eine längere Exkursion. Diese Beispiele sind gegenüber der Mehrzahl der im Sommer ortstreu bleibenden Kröten die Ausnahmen. Die distalsten ♀♀ sind wahrscheinlich schon LP-bezogen. Das ♂ Nr. 2001 ist das einzige kreuz und quer vagabundierende Individuum. Vor allem findet im Sommer nie ein Wechsel von rechts nach links und umgekehrt statt.

Dass die Anuren, wenn sie nicht gerade auf einer Saisonwanderung sind, eine ausgeprägte Ortstreue haben, ist jetzt bei vielen Arten nachgewiesen und ist das Gewöhnliche; denn m. W. brachte noch keine Untersuchung zu Tage, dass die Vertreter einer Art nicht zeitweise ortstreu wären (Übersicht bei Dole, 1965 a, b). Im Vergleich zu andern Arten, bei denen der Wohnraum nur wenige Meter Durchmesser hat, verfügt die Erdkröte über einen sehr grossen Aktionsradius, wenn sie häufig 50—150 m weite Exkursionen macht. (Vgl. Bellis, 1959 für *Bufo terrestris americanus.*) Dole (1965 a, b) fand bei *Rana pipiens* home range-Durchschnittsgrössen von 68-503 m². *Rana clamitans* (Martof, 1953 a) hat einen home range von durchschnittlich 60 m², *Rana sylvatica* (Bellis, 1962 b) einen von durchschnittlich ca. 60 m². Die Grösse des Wohnraums kann bei der gleichen Art von Population zu Population verschieden sein (Dole, 1965 a, bei *Rana pipiens*).

Kasuistik über die WF in den Sommerquartieren

Beispiele für kleine Ortsbewegungen im Sommer: (Abb. 5)

♀ 1494 ist in der LZ bei **1,** am 7. 6. und 14. 6. auf **23** (1400 m LP-Entfernung), am 26. 6. auf **24** (Verschiebung um 50 m nach distal).

♀ 1704 ist in der LZ in **1,** 30. 6. WF auf **24** (1450 m LP-Entfernung), am 22. 7. WF auf **23** (Verschiebung um 75 m nach proximal).

Auf Abb. 6:

♂ 1451: Erstfang 29. 5. auf **23,** WF daselbst am 5. 6., dann WF auf **22** am 13. 6., 30. 6. und 22. 7. (Verschiebung um 160 m nach proximal).

♂ 1488: Erstfang 7. 6. auf **22,** WF am 13. 6. und 30. 6. daselbst, weiter distal, am 22. 7. WF auf **23** (Verschiebung um 280 m nach distal).

♂ 1495: ist am 7. 6. und 11. 6. auf **24,** am 13. 6. auf **25** (100 m), am 23. 6. daselbst und vom 10. 7.—22. 7. wieder auf **24**.

♀ 1540: Erstfang 13. 6. auf **12,** WF 18. 6. auf **11,** WF 23. 6. und 17. 8. auf **13** (Verschiebungen um insgesamt 380 m).

♀ 1471: war das am häufigsten wiedergefangene Tier (Erstfang + 8 WF). Es pendelt zwischen den beiden Kreuzungen **11/8** und **13/8** (50 m). Fangdaten: 7. 6. (Erstfang), 10. 6., 18. 6., 5. 7., 10. 7., 18. 7., 20. 7., 23. 7. 26. 8.

♂ 2053: war am 11. 6. auf **22,** 13. 6. auf **23,** 23. 6. zurück auf **22,** 10. 7. distal auf **25,** 13. 8. zwischen den Extrempositionen auf **23**.

Diese Beispiele zeigen, dass die Sommerexkursionen unabhängig von den Richtungen der Saisonwanderungen erfolgen. Auf der Strecke **22-25** verschieben sich gleichzeitig die einen nach distal, die andern nach proximal.

Beispiele für WF am gleichen Ort: (Abb. 6).

♂ 1722: wurde am 5. 7., 10. 7., 16. 7., 26. 7., 12. 8., 17. 8. und 30. 8. am gleichen Ort auf **13** gefangen.

♀ 1454: war am 29. 5., 5. 6., 10. 6., 18. 6., 26. 6. und 27. 8. auf **23**.

Daneben gibt es viele Kröten, die weniger oft am gleichen Ort wiedergefangen wurden.

Meistens waren die im Hochsommer oft in ihren Sommerquartieren gefundenen Kröten ab August nicht mehr fangbar. Dieses „Verschwinden" beruht auf der sich hier negativ bemerkbar machenden Herbstwanderung, die bei andern Individuen auf Grund von WF positiv nachweisbar ist.

Kröten, die noch im Oktober im Sommerquartier fangbar sind, erscheinen im nächsten Frühjahr nicht am LP. Es handelt sich um die Subadulten und einen Teil der ♀♀ (z. B. 2070 und 1747 in Abb. 6).

F. Die Entfernung von den Laichplätzen

Bei der Bestimmung der relativen Siedlungsdichte erwies sich eine Zone in 500—1500 m LP-Entfernung als am dichtesten besetzt, wobei aber die LP-Zugehörigkeit der Kröten unbekannt blieb (eine Kröte in 300 m Entfernung von **3** kann eine **1**er-Kröte sein, die sich 1100 m von ihrem LP entfernt hat).

1. *Das zahlenmässige Geschlechtsverhältnis.*

In allen 3 Sommern fiel auf, wie verschieden das zahlenmässige Geschlechtsverhältnis von Ort zu Ort sein kann. Berechnet man das Geschlechtsverhältnis aller in einem Sommer gemachten Fänge, so ergibt sich zwar ein deutlicher wenn auch wesentlich kleinerer ♂♂-Überschuss als in der LZ (vgl. Tab. 1 und 4).

Auf manchen Strecken kann sich aber der Anteil der Geschlechter dem 1:1 Verhältnis nähern; auf einzelnen überwiegen sogar die ♀♀. Es fiel bald auf

TAB. 4

Zahlenmässiges Geschlechtsverhältnis in den Sommern 1963-65 (Mai bis Oktober)

1963:	1234 (901,333) 27 %
1964:	851 (567,284) 33,4%
1965:	409 (273,136) 33,3%

dass der ♀♀-Anteil nach distal zunimmt und in grösster LP-Entfernung schliesslich dominiert. Stellt man das Verhältnis auf proximalen Strecken dem auf distalen Strecken gegenüber, so wird das deutlich (Tab. 5).

TAB. 5

Vergleich des zahlenmässigen Geschlechtsverhältnisses proximal der Linie **12-22-21-31-63-87-86** *(inklusive) und distal davon:*

		proximal	distal
Geschlechtsverhältnis	1963:	944 (764,180) 19,1%	290 (137,153) 52,8%
im Sommer	1964:	572 (448,124) 21,7%	273 (115,158) 57,7%
(Mai bis Oktober)	1965:	280 (209, 71) 25,4%	129 (64,65) 50,4%

In den distalsten Gebieten **81-83, 28** und im **50**er-Raum ist das Geschlechtsverhältnis wie: 85 (21,64) 75,3% (1964). Das bedeutet, dass sich die ♀♀ durchschnittlich weiter vom LP entfernen als die ♂♂.

2. *Auf Grund von WF gemessene LP-Entfernungen.*

Anhand der im Sommer gemachten WF aus der LZ und der in der LZ gemachten WF aus dem Sommer des Vorjahres lassen sich die im Sommer tatsächlich vorkommenden LP-Entfernungen einzelner Kröten nachmessen. Um die Fehlerquellen, welche die Abwanderung vom LP und die Herbstwanderung bringen würden (Verkürzung der tatsächlichen Distanzen) auszuschliessen, berücksichtige ich nur Kröten, die zwischen Mai und August in den Sommerquartieren gefangen wurden. Von diesen kann vorausgesetzt werden, dass sie sich beim Fang am LP-entferntesten Punkt ihres diesjährigen Aktionsraumes befinden. Liegen von einer Kröte mehrere Sommer-WF an verschiedenen Punkten vor, so habe ich die durchschnittliche LP-Entfernung ermittelt.

Die LP-Entfernung der **1***er-Kröten (⌀ = Durchschnitt):*

1963 in **1** markierte und ausgesetzte Kröten (Abb. 5):
⌀ von 15 WF: 973 m (175—1675 m)
⌀ der 7 ♂♂: 618 m (175—1175 m), ⌀ der 8 ♀♀: 1284 m (375—1675 m).

1963 von **1** aus verfrachtete Kröten (Abb. 5):
ø aller 8 ♂♂ von **1** aus gemessen: 775 m
ø der 5 WF vom Aussetzungspunkt **5** aus gemessen: 555 m (75—1375 m)
WF vom GW-Nordende aus gemessen: 675 m
Die 2 WF aus **3** entfernten sich je 275 m von **3** = 1000 m von **1**

1963 über **5** anwandernde und daselbst ausgesetzte zu **1** gehörende Kröten von **1** aus gemessen:
ø der 10 ♂♂: 698 m (200-1425 m).

1963 über **5** anwandernde und verfrachtete **1**er-Kröten von **1** aus gemessen:
ø der 3 ♂♂ vom Büchel (Abb. 2 „Bü"): 700 m (200-1700 m)
♀ von **8**: 1600 m, ♀ von **58**: 1725 m.
ø aller: 1085 m; ø der ♂♂: 700 m, ø der ♀♀: 1663 m
Vom Aussetzungsort **58** aus gemessen legte das ♀ 1950 m zurück, 1 ♂ vom Büchel aus 1625 m.

1963 im Sommer markierte Kröten; WF am LP **1** in LZ 1964 (Abb. 7)
ø der 37 WF: 1110 m (475—1675 m)
ø der 25 ♂♂: 1048 m (475—1675 m); ø der 12 ♀♀: 1239 m (600—1675 m).

1964 in **1** markierte und ausgesetzte Kröten:
ø der 12 WF: 815 m (200—1500 m)
ø der 8 ♂♂: 725 m (200—1350 m); ø der 4 ♀♀: 996 m (700—1500 m).

1964 auf **5** ausgesetzte **1**er-Kröten von **1** aus gemessen:
ø der 9 WF: 597 m (200—1600 m)
ø der 7 ♂♂: 664 m (400—1600 m); die 2 ♀♀ entfernten sich 525 m und 200 m.

1964 im Sommer markierte Kröten; WF am LP **1** in LZ 1965:
ø der 23 WF: 1064 m (375—3000 m)
ø der 14 ♂♂: 979 m (500—2000 m); ø der 9 ♀♀: 1197 m (375—3000 m).

1965 in **1** markierte und ausgesetzte Kröten:
ø der 3 ♂♂: 383 m (325—425 m); das ♀: 875 m.

*Die LP-Entfernung der **2**er-Kröten.*

1963 in **2** markierte und ausgesetzte Kröten:
ø der 9 WF: 642 m (225—900 m)
ø der 5 ♂♂: 540 m (225—900 m); ø der 4 ♀♀: 769 m (550—900 m).

1963 in **3** ausgesetzte **2**er-Kröten:
ø der 3 ♂♂ von **3** aus gemessen: 425 m (275—550 m)
ø der 3 ♂♂ von **2** aus gemessen: 767 m (625—970 m).

Die LP-Entfernung der 3er-Kröten.

1963 in **1** ausgesetzte 3er-Kröten von **1** aus gemessen:
⌀ der 12 WF: 1182 m (200—1675 m)
⌀ der 9 ♂♂: 1110 m (200—1500 m); ⌀ der 3 ♀♀: 1400 m (1000—1675 m).

1963 auf **17** Anwandernde in **2** ausgesetzt, von **2** aus gemessen: ⌀ = 1275 m
„ „ „ auf **8** „ „ **8** „ „ ♂ = 950 m
„ „ „ auf **7** „ „ **7** „ „ 2♂♂: 1400 m, 1025 m
„ „ „ auf **5** „ „ **5** „ „ 2♂♂: 225 m, 400 m
⌀ aller 20 WF vom Herkunftsort **3** aus gemessen: 549 m (200—950 m)
⌀ der 16 ♂♂: 567 m (300—800 m); ⌀ der 4 ♀♀: 556 m (200—950 m).

1963 im Sommer markierte Kröten; WF am LP **3** in LZ 1964:
⌀ der 5 ♂♂: 450 m (100—625 m).

1964 in **3** markierte und ausgesetzte Kröten:
⌀ der 4 WF: 525 m (325—925 m)
⌀ der 3 ♂♂: 392 m (325—450 m); das ♀: 925 m.

1964 auf **17** anwandernde und daselbst ausgesetzte Kröten:
⌀ der 3 ♂♂: 600 m (525—875), (von **3** aus gemessen).

1964 im Sommer markierte Kröten; WF am LP **3** in LZ 1965:
⌀ der 13 WF: 533 m (50—1250 m)
⌀ der 11 ♂♂: 505 m (50—750 m); ⌀ der 2 ♀♀: 688 m (125 und 1250 m).

1965 in **3** markierte und ausgesetzte Kröten:
2 ♂♂: 325 und 375 m.

1965 auf **17** anwandernde und daselbst ausgesetzte Kröten von **3** aus gemessen:
⌀ der 6 ♂♂: 504 m (300—700 m).

1965 auf **17** anwandernde, bei der Kreuzung **18/5/6** ausgesetzte Kröten:
⌀ der 5 ♂♂ von **3** aus gemessen: 395 m (250—675 m).
⌀ der 5 ♂♂ vom Aussetzungspunkt aus gemessen: 895 m (775—1175 m).

G. Interpretation der Markierungsergebnisse

Die Markierungsergebnisse lassen sich wie folgt interpretieren:

1. Die Kröten entfernen sich individuell sehr verschieden weit von den LP; die beobachteten Extreme sind 50 m und 3000 m.

2. Die GW-Kröten entfernen sich durchschnittlich etwa doppelt so weit vom LP **1** wie die WW-Kröten vom LP **3**.

3. Die ♀♀ aller Populationen entfernen sich durchschnittlich weiter vom L
als die ♂♂, was mit dem nach distal zunehmenden ♀♀-Anteil an der Besie
lungsdichte übereinstimmt.

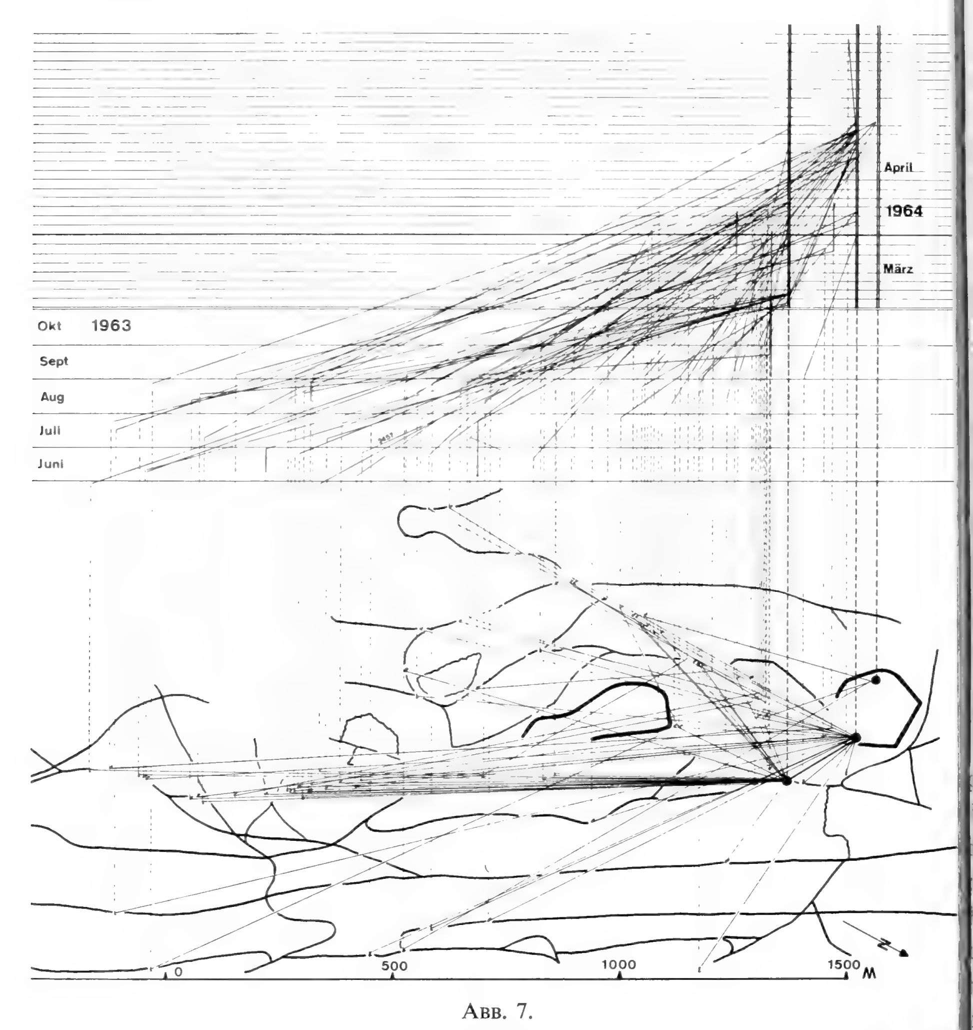


ABB. 7.

Herbst- und Frühjahrswanderungen 1963/1964 von im Sommer 1963 in den Sommerquartiere markierten Kröten, die sich auf die Laichplätze des Gattikerweihers beziehen lassen. Aus Darstellungsgründen sind die Wiederfänge in den Laichplätzen **1** und **2** sowie auf Strasse 5 je in einem Punkt zusammengefasst. Sonst wie Abb. 5.

4. Die bei der Erdkröte gefundene LP-Entfernung ausserhalb der LZ beding die grösste bisher von Amphibien bekanntgewordene, regelmässig vorkommende Spontanwanderung, bei der die Individuen nachgewiesenermasse in Kontakt mit dem gleichen LP bleiben.

5. Kröten, die in der LZ verfrachtet wurden, haben die Tendenz, in die „eigenen“ Sommerquartiere zurückzukehren. Die Wahl des Sommerquartierraums ist nicht bezeichnend für den Ort, von dem aus die Kröte nach der LZ ins Sommerquartier abwandert, sondern für die Populationszugehörigkeit der Kröte. Das sieht man daran, dass die Kröten auf der Wanderung ins Sommerquartier eine in der LZ erfolgte Verfrachtung sowohl richtungs- als auch distanzmässig kompensieren können: in **3** ausgesetzte **2**er-Kröten ziehen nach links, hinter dem Büchel ausgesetzte **1**er-Kröten nach rechts. Aus **3** nach **1** und von **17** zur Kreuzung **18**/**6**/**5** verfrachtete Kröten machen die längere Wanderung als die von **3** aus startenden, um in die gleichen Räume zu gelangen; von **1** nach **3** versetzte wandern entsprechend weniger weit.

6. Die Sommerquartiere sind zwar populationstypisch; die Sommerquartier-Räume verschiedener Populationen können sich aber sehr stark überschneiden (**1** und **3**, **1** und **2**). Weil verfrachtete Kröten die Tendenz haben, die Verfrachtung auszugleichen, um in bestimmte Räume zu gelangen, darf man trotz den starken Überschneidungen der Sommerquartier-Räume der verschiedenen Populationen von populationstypischen Sommerquartier-Räumen sprechen. Zugleich enthalten diese Tendenzen, eine Verfrachtung auszugleichen, ein Orientierungsproblem.

5. DIE HERBSTWANDERUNG

Ende Sommer werden die Kröten erneut vom Wandertrieb erfasst und beginnen aus den Sommerquartieren in Richtung der LP abzuwandern. Auf Abb. 6 (Sommerquartiere) sind auch Herbstwanderungen von Kröten eingetragen, die im nächsten Jahr keinen WF mehr brachten. Um zu sehen, von welchem Zeitpunkt an die Herbstwanderung nachgewiesen werden kann, muss man sich bei Proximalverschiebungen grösseren Ausmasses, als sie innerhalb der Sommerquartiere vorkommen, an das WF-Datum nach der Verschiebung halten, das zeigt, bis zu welchem Zeitpunkt eine Verschiebung tatsächlich schon stattgefunden hat; das Datum des Aufbruchs ist ja unbekannt. Man sieht, dass die ersten Bewegungen, die ihrem Muster nach nicht von eindeutigen Herbstwanderungen unterschieden werden können (grössere Distanzen auf der LP-Achse proximalwärts zurückgelegt), schon im Juli stattfinden und zwar bei sehr distal wohnenden ♀♀. Es ziehen sich aber viele senkrechte Linien (Ortstreue) bis in den August hinein. Erst gegen Ende August häufen sich die WF von Kröten, die schon ein Wegstück in Richtung des LP zurückgelegt haben,und bis September ist die Herbstwanderung wohl bei allen Kröten, die sich in diesem Jahr daran beteiligen, in Gang gekommen.

Als Zeit des spätesten Aufbruchs aus dem Sommerquartier bei Kröten, die sich das nächste Jahr am LP einfinden werden, kann gelten, dass keine von distal her anwandernde Kröte nachweislich nach Ende August aufgebrochen ist. Das bedeutet zugleich, dass „alle“ distal wohnenden Kröten, die sich im nächsten Frühjahr zum LP begeben werden, eine Herbstwanderung machen. Für die meisten Kröten, vor allem für die distal wohnenden, ist die Herbstwanderung distanzmässig der grössere Teil der Gesamtwanderung als die Frühjahrswanderung.

A. Strassenfrequenzen

Auf den Kontrollfahrten ist es ein sicheres Zeichen der anziehenden Herbstwanderung, wenn die im Sommer dünn besiedelten proximalen Strecken stärker

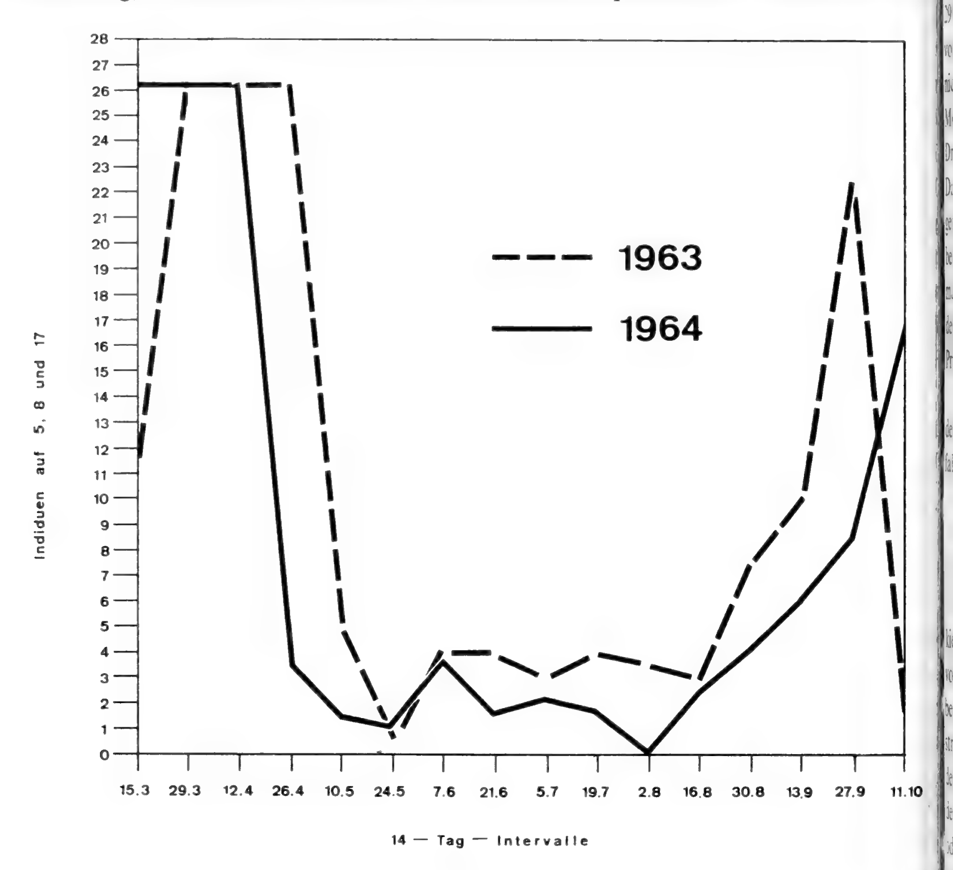


Abb. 8.

Frequenzen der Kröten auf **5**, **8** und **17** in zweiwöchigen Gruppen pro 1963 und 1964. Die beiden Frequenzspitzen entsprechen der Frühjahrs- und Herbstwanderung. Die Frühjahrsspitzen sind coupiert; tatsächliche Werte: 1963: 29.3.–12.4. n = 73; 12.4.–26.4. n = 32. 1964: 15.3.–29.3. n = 44; 29.3.–12.4. n = 59.

besetzt werden. Die Frequenzen auf den Standardstrecken **5**, **8** und **17** im Jahreslauf (Abb. 8) lassen die Frühjahrs- und Herbstwanderung deutlich erkennen.

MOORE (Ms.) stellte mir 1966 freundlicherweise ein Manuskript über die Herbstwanderung einer Erdkrötenpopulation in Dorset, England, zur Verfügung. Er zählte auf einem bestimmten Strassenstück in LP-Nähe die von Autos überfahrenen Kröten in den Jahren 1950—61 aus. Die Methode entspricht also meinen Auszählungen lebender Kröten auf **5, 8** und **17** (Abb. 8). 1950—58 zählte er in der LZ auf dieser Strecke insgesamt 1779 Leichen, im Sommer fast keine, im September 4, im Oktober 228, im November 226 und im Dezember 37. Eine unserer Abb. 8 entsprechende monatliche Darstellung der Überfahrenen für das Jahr 1954 enthält die beiden jährlichen Frequenzspitzen, wobei die im März mit 164 Leichen ebenfalls höher ist als die im Herbst (Oktober 49, November 29 Leichen). Dazwischen liegen die niederen Frequenzen der Sommermonate von 0—5 Leichen pro Monat. Junge waren an der Frequenzzunahme im Herbst nicht beteiligt, womit diese eindeutig als Herbstwanderung charakterisiert ist, die MOORE als abortive Laichwanderung interpretiert. MOOREs Ms. wurde nicht zum Druck zugelassen, weil der Beweis für eine tatsächliche Herbstwanderung fehle. Da seine Leichenfrequenzen das gleiche Muster aufweisen wie meine Auszählungen lebender Kröten auf **5, 8** und **17,** sind die Frequenzänderungen als real zu betrachten, nicht als Artefakt des Strassenverkehrs, was in unserem Fall durch markierte WF noch direkt zu belegen ist. Weil m. E. kein Zweifel an der Realität der von MOORE beobachteten Herbstwanderung möglich ist, hat MOORE das Primat, sie zuerst eingehend untersucht zu haben.

Auch im Rheintal bei Landquart waren die Herbstwanderungen sowohl der Erdkröte als auch des Grasfrosches am plötzlichen Zunehmen der Überfahrenen auf Strassen in LP-Nähe ablesbar (HEUSSER, 1961).

B. LP-BEZUG UND TENDENZ „ZUM WALD"

Auf Abb. 7 sind alle WF von Kröten eingetragen, die im Sommer 1963 markiert wurden und von denen in der LZ 1964, nicht aber später, am LP **1** WF vorliegen. (Analoge Tabellen wurden für 1964/65 sowie für die auf den WW bezogenen Kröten ausgearbeitet.) Die auf dem Plan eingetragenen Wanderstrecken sind in den Grenzfällen reine Herbst- oder reine Frühjahrswanderungen, der Methode nach wahrscheinlich in den meisten Fällen Teile der Herbst- und der Frühjahrswanderung in einem. In Abb. 7 sind alle WF eingetragen, die sicher oder mit grosser Wahrscheinlichkeit GW-Kröten sind, weil sie in **1,** in **2** oder auf **5** (wo rund 100% GW-Kröten zu fangen sind) wiedergefangen wurden, oder weil sie den WW bereits hinter sich gelassen haben.

Bei der Herbst-Frühjahrswanderung 1963/64 (Abb. 7) fällt auf, dass viele der im Herbst über **8** anwandernden Kröten im nächsten Frühjahr während der

LP-Wanderung auf **5** wiedergefangen werden. Dieser Umweg kommt dadurch zustande, dass die über **8** Anwandernden im Herbst nicht wie die erst im Frühjahr über **8** ziehenden vor **7** zu den LP **1** und **2** abbiegen und damit ins offene Gelände hinaustreten, sondern geradeaus dem Waldrand entlang laufen und bei **7** ziemlich tief in den Wald eindringen. Wenn sie sich im Frühjahr wieder in Bewegung setzen, nehmen sie den nächsten Weg zum LP, der jetzt über **5** führt. Die Ablenkung „zum Wald" ist ein Zug der Herbstwanderung, der ihr — allerdings nur dem Grade nach — eine gewisse Eigenart gegenüber der Frühjahrswanderung gibt, die innerhalb des Waldes nicht zur Beobachtung gelangt: sie kommt nur dort zum Ausdruck, wo sich die Kröten auf der Herbstwanderung vom Wald lösen müssten, um dem LP in direkter Linie näher zu kommen. Diese Tendenz „zum Wald" ist auch zu Beginn der Frühjahrswanderung noch zu beobachten (Intensitätsstufe 3, Zurückkehren zum Wald p. 940) und der Umweg **8-5-1** entspricht genau dem, was im Frühjahr bei der Kulissenwanderung in geringerer Ausprägung geschieht: die Kröten nähern sich zwar möglichst dem LP, bleiben aber am Waldrand kleben (Heusser, 1964).

Innerhalb des Waldes wandern die Kröten streng LP-bezogen. Fast alle nicht auf den GW beziehbaren Fang-WF-Verbindungslinien sind auf den WW bezogen. Von einem Umherirren (nicht auf einen LP bezogene Fang-WF-Linien) ist keine Spur zu finden, womit die Herbstwanderung klar als LP-bezogen erkennbar ist, was auch Moore (Ms.) auffiel.

Abb. 7 zeigt auch, dass im Herbst viele Kröten aus rechtsgelegenen Sommerquartieren (**22-25**) auf **17** am LP **3** vorbeiziehen und in der nächsten LZ auf **5** oder in **1** wiedergefangen werden. Der Wald bei **17** erweist sich auch nach dieser Methode als Warteraum u. a. auch der **1**er-Kröten. Sobald diese im Frühjahr aktiv werden, verursachen sie die den WW-Kröten vorauseilende Aktivitätsspitze auf den Diagrammen der Strecke **17** (Abb. 3 b). Abb. 7 zeigt auch, warum **1**[illegible] im Frühjahr eine „tote Stelle" ist: schon im Herbst gehen die Kröten nicht weiter als bis **17** dem WW entlang. Dann biegen sie in der Luftlinie in Richtung **1** weiterschreitend in den Wald hinein ab — ein weiterer Hinweis für die Gerichtetheit der Wanderung innerhalb des Waldes.

C. Die Warteräume

Die Kröten beginnen sich ab September in den Warteräumen zu stauen (Abb. 2), was bei **5** und **8** besonders deutlich ist, weil hier zwischen dem Waldrand und den LP offenes Wiesland liegt, das im Herbst nicht überschritten wird. Demnach müsste manche Kröte im Herbst noch einmal sesshaft werden. Wir haben tatsächlich auf Abb. 7 in den Warteräumen wieder einige senkrechte Linien im Herbst. Dass es nicht mehr sind, liegt nur daran, dass wir an Herbst

abenden mit starker Aktivität keine Kröten mehr markierten, um zugunsten des WF-machens schneller voran zu kommen.

Das Verhalten und das Verteilungsmuster der Kröten in den proximalen Warteräumen gleichen Ende September/Anfang Oktober genau der Situation bei Wanderbeginn im Frühjahr: Dichte proximale Besetzung, Herumstehen, Bindung an den Wald und hohe kritische Temperatur für lokomotorische Aktivität.

In den distalen Bereichen zeigt sich dagegen ein charakteristischer Unterschied zwischen Frühjahr und Herbst: Junge und Subadulte sowie ein Teil der geschlechtsreifen ♀♀ werden vom Wandertrieb nicht erfasst. Diese Tiere bleiben in den Sommerquartieren zurück. Weil die kritische Temperatur auch bei den herbstwandernden noch bei 11—12° C liegt, gibt es an allen Abenden, an denen proximal Aktivität herrscht, auch in den distalen Sommerquartieren bis zum Einwintern im Oktober noch aktive Kröten, jedoch entsprechend dem Abzug des Fortpflanzungsdetachementes in geringerer Siedlungsdichte als im Sommer. Da in der LZ diese distalen Gebiete leer sind, ist das der direkte Beweis dafür, dass die nicht an der Fortpflanzung beteiligten Individuen erst im Mai erwachen.

D. Das Geschlechtsverhältnis auf der Herbstwanderung

Der excessive ♂♂-Überschuss in der LZ beruht z.T. auf dem Umstand, dass praktisch alle ♂♂, aber bei unsern Populationen nur etwa die Hälfte der ♀♀ in einem Jahr in den Fortpflanzungskreis einklinken, was sich bereits Ende Sommer auf der Herbstwanderung entscheidet.

Dass ein grosser Teil der geschlechtsreifen ♀♀ zurückbleibt, zeigen folgende Beobachtungen:

1. Zu Beginn der Sommeraktivität im Mai lassen sich magere, helle, am LP gewesene ♀♀ von andern unterscheiden, die aussehen wie Sommerkröten.
2. Auf der LP-Wanderung im Frühjahr beträgt der Anteil der ♀♀ um 12%, in den Sommerquartieren dagegen um 30% (s. p. 963)
3. Auf den proximalen Strecken **5**, **8** und **17** ist im Herbst, wenn die Strassen vorwiegend mit herbstwandernden Kröten besetzt sind, der ♀♀-Anteil wiederum kleiner:

   Geschlechtsverhältnis im September und Oktober auf **5**, **8** und **17**:

   1963: 169 (140, 29) 17,2%
   1964: 62 (51, 11) 21,6%

   Der ♀♀-Anteil nimmt mit der Zeit, Zahl und LP-Nähe der Fänge im Herbst ab, was zeigt, dass sich ein Teil der ♀♀ nicht an der Herbstwanderung beteiligt.
4. Aus einer Kröten-Gruppe, die man in der einen LZ am LP markiert, kann man in der nächsten LZ viel weniger ♀♀- als ♂♂-WF machen, woraus zu

schliessen ist, dass die meisten ♀♀ nicht in zwei aufeinanderfolgenden Jahrer zum LP gehen.

Die geringe Beteiligung der ♀♀ scheint nicht für alle Populationen zu gelten MOORE (Ms.) zählte 1950—58 176 ♂♂, 184 ♀♀ und 139 ungesexte Kröten, die au der Herbstwanderung überfahren wurden und schätzt das Geschlechtsverhältnis der an der Herbstwanderung beteiligten Kröten auf 1 : 1. Selbst wenn man an-nimmt, dass mehr ♀♀ als ♂♂ überfahren werden, muss der ♀♀-Anteil bedeutenc grösser sein als bei uns. Das würde heissen, dass unsere Populationen bei weiten nicht das für die Art mögliche Reproduktionspotential ausnützen.

E. INTERPRETATION DER HERBSTWANDERUNG

Wie ebenfalls schon MOORE (Ms.) beobachtete, nehmen die Kröten auf de Herbstwanderung im Unterschied zum Frühjahr Nahrung auf. Sie springer sich im Herbst noch nicht gegenseitig an; nie sah ich ein Paar. Lediglich de Klammerreflex und das Abwehrquaken sind leichter auslösbar als im Sommer Die Kröten dringen nicht bis zum LP vor, obschon sie Zeit genug hätten. Di kritische Temperatur für Aktivität entspricht noch der im Sommer (11—12° C) nicht der im Frühjahr (5—6° C), ebenso ist die Schwelle für das Verlassen de Waldes noch höher als im Frühling. Der Aufbruch zur Herbstwanderung is nicht explosiv wie der zur Frühjahrwanderung, auch lassen sich die Kröten meh Zeit im Herbst. Die zurückgelegte Strecke ist aber eindeutig LP-bezogen. Da alles sieht so aus, als ob es sich im Herbst um Fortpflanzungsverhalten handeln würde, jedoch mit so hohen Schwellen, dass es nicht zu den Endhandlungen im eigentlichen Paarungsverhalten nicht einmal zu den Appetenzen kommt. Auc MOORE interpretiert deshalb die Herbstwanderung als „abortive breeding migra-tion".

Vergleichbare Herbstaktivitäten sind von verschiedenen Arten bekannt BELLIS (1962 a) beobachtete Herbstwanderungen über einige hundert Meter be *Rana sylvatica*. Nach BRECKENRIDGE (1944) zeigt auch *Rana pipiens* im Herbs eine Phase vermehrter Ortsbewegungen auf der Suche nach Winterquartierer Beim kalifornischen Molch *Taricha rivularis* beginnt die Fortpflanzungsaktivitä mit der Wanderung im späten Herbst bei durchschnittlich sinkenden Tempera-turen; die LZ findet im folgenden Frühjahr statt (PACKER, 1960). In unserer Beobachtungsgebiet unternimmt auch *Rana temporaria* ausgedehnte Herbst wanderungen, die ebenfalls in der erhöhten Individuenzahl auf proximalen Stras-senstücken zum Ausdruck kommt. Bei *Bufo bufo* und *Rana temporaria* besteh kaum ein Zweifel darüber, dass man sich die Herbstaktivität bereits als unte dem Fortpflanzungsinstinkt stehend denken muss. — Auch Vögel haben sexue

getönte Herbstaktivitäten, so dass es aussieht, als ob sie eigentlich schon im Herbst fortpflanzungsbereit wären, aber durch den Winter gehemmt würden (LORENZ, 1931; KALELA, 1954; WAGNER, 1957, 1961). Wie die Vögel nicht aus dem Norden wegziehen, „weil" es kalt wird und sie keine Nahrung mehr finden, unterlassen die Erdkröten und Grasfrösche im Herbst die Fortpflanzung nicht deshalb, weil der einbrechende Winter sie direkt daran hindern würde, obschon der nun autonome Zyklus entwicklungsgeschichtlich so entstanden sein mag. Das sieht man daran, dass die Kröten im Herbst bei höheren Temperaturen verschwinden als sie im Frühjahr wieder erscheinen, was schon HINSCHE (1926) aufgefallen ist. Nichts am Wetter hinderte die Kröten daran, schon im Herbst bis zum LP vorzudringen und zu laichen.

Dass diese Tendenz ethologisch vorhanden ist, zeigen Gelegenheitsbeobachtungen über „falsche Laichzeiten" bei verschiedenen Amphibienarten der nördlichen Hemisphäre (s. GLASS und RUGH, 1944 über *Triturus viridescens* und andere). MARTOF (1960) beschreibt einen Fall von Herbstlaichen bei *Hyla crucifer*. EIBL-EIBESFELDT (1950) sah einzelne Erdkröten im Herbst bis zum LP vordringen; sie laichten aber nicht. Künstlich zusammengesetzte Paare blieben bis zu 25 min. zusammen. ROSTAND (1947, p. 130) fand im Herbst ein Paar im Terrarium, das sich aber in einigen Tagen wieder trennte, ohne zu laichen. MOORE (Ms.) beobachtete, dass sich unter den Kröten, die auf der Herbstwanderung in einen Wassergraben fielen, einige Paare bildeten, auf dem Trockenen dagegen nicht. FRAZER (1966) erwähnt tatsächliches Herbstlaichen von *Bufo bufo* in England.

Grasfrösche überwintern oft im Wasser (FISCHER-SIGWART, 1897; HECHT, 1930/31; MERTENS, 1947, 1958; SAVAGE, 1961). Der Anteil ist von Population zu Population verschieden (HEUSSER, 1961). Beim Grasfrosch hat die Herbstwanderung oft mehr den Charakter einer besonderen Winterquartier-Suche als bei der Erdkröte, denn manche suchen einen andern Weiher zum Überwintern auf als zum Laichen, so dass im Frühjahr die Wanderung von Weiher zu Weiher führen kann (SAVAGE, 1961). Die im Herbst am Teich ankommenden Grasfrösche rufen nachts gelegentlich schon mit der gleichen Intensität und Ausdauer wie im Frühjahr (vgl. LIERATH, 1959; SCHWEIZER, 1960), ähnlich wie „in milden Herbsten sehr viele Vögel zu singen anfangen" (LORENZ, 1931).

Vom 3.—17. 10. 63 machte ich genaue Kontrollgänge in der Ufer- und Seggenzone des GW, um evtl. hier ankommende und überwinternde Erdkröten zu finden. Ich fand aber nur 1 ♂ am Ufer. In einem Gartenweiher sah ich einmal ein Jungtier überwintern; auch WADDINGTON (1952) sah einzelne in einem Gartenweiher überwinternde Kröten in England. Die Tendenz, den LP im Herbst noch zu meiden, ist bei der Erdkröte sehr ausgeprägt. Die weitaus vorherrschende Überwinterung an Land entspricht dem Umstand, dass bei den ♀♀ die Ovulation durch einen Wasseraufenthalt ausgelöst wird (HEUSSER, 1963). Im Wasser überwinternde ♀♀ müssten evtl. vorzeitig ovulieren.

6. DAS EINWINTERN

Die Temperatur- und Regenbedingungen des Einwinterns können nicht mit der Standardstrecken-Methode erfasst werden wie im Frühjahr und Sommer die Bedingungen für lokomotorische Aktivität, da die Dichte im Unterschied zum Sommer ständig ändert, die Kröten die Strassen aber nicht wie im Frühjahr zügig überschreiten. Wir müssen uns hier mit der blossen Beobachtung begnügen; Auf Tab. 6 sind für die Herbstwanderung und das Einwintern charakteristische Protokolle wiedergegeben:

1963: Der 20. 9. zeigt bei guten Aktivitätsbedingungen bereits eine starke proximale Konzentration (vgl. Sommerverteilung, Tab. 2, 3). Der 30. 9. hat bei günstiger Temperatur geringe Aktivität, weil es trocken ist (Unterschied zum Frühjahr). Am 2. 10. regnet es; es ist aber zu kühl für grosse Aktivität (wie im Sommer): obschon die Dichte proximal jetzt am grössten ist, gibt es weniger fangbare Kröten als am 20. 9. Am 7. 10. wandern noch weniger Kröten bei günstigeren Bedingungen; hier macht sich das Einwintern bemerkbar, und am 17. 10. sind bei 13½° C und R2, Bedingungen, die höchste Frühjahrsaktivität erlaubten, nur noch 2 Kröten zu finden.

1964: 29. 8. und 27. 9. zeigen die proximale Konzentration (**8, 17, 20**) der Herbstwanderung. 1. und 5. 10. sind bei günstiger Temperatur zu trocken und am 10. 10. ist bei optimalen Bedingungen für Frühjahrsaktivität nur noch 1 Kröte aktiv.

Diese Protokolle zeigen, dass die Bereitschaft zur Beendigung der Laichplatzwanderung und zur sexuellen Aktivität durch einen autonomen Rhythmus — nicht direkt durch den „Winter" — unterdrückt wird.

Weitere Beobachtungen:

1. Die distal zurückgebliebenen Kröten verschwinden gleichzeitig wie die herbstwandernden.
2. Die meisten Kröten wintern Anfang bis Mitte Oktober ein. So wie im Frühjahr *Rana temporaria* im gleichen Gebiet einige Tage vor den Erdkröten hervorkommt, so sind im Herbst noch viele Grasfrösche auf der Wanderung wenn die Kröten bereits verschwunden sind.
3. Nachdem sich die Kröten vergraben haben, lassen sie sich auch durch günstige Bedingungen nicht mehr wecken. Auch wenn eine Schneeschmelze und hohe Temperaturen die äusseren Bedingungen für Laichwanderung schon im Spätherbst simulieren, bleiben die Kröten vergraben: am 5. 12. 63 waren nach einer Schneeschmelze bei 11° C und R3 keine Kröten aktiv.

TAB. 6

Protokolle zu Herbstwanderung und Einwintern 1963 und 1964

Strassen	20. 9.63. 16° C R4	30. 9.63. 13° C R1	2.10.63. 8½° C R4	7.10.63. 10° C R	17.10.63. 13½° C R2	29. 8.64. 11° C R4	27. 9.54. 13° C R4	1.10.64. 13° C R1	5.10.64. 15° C R1	10.10.64. 8° C R4
5	17	—	2	1	—	5	4	—	—	—
6/7	13	—	4	1	—		2	—	—	—
8	17	—	10	3	1		23	—	1	—
0		—								
1	13	—	3	5	1		12	1	—	—
2	7	—	2	1	—		3	—	—	—
3		1	5	1	—		6	—	—	—
4							7			
5		—	—	—	—		—	—	—	—
6	1	—	1	1			—	—	—	—
7	24	—	3	1			22	—	—	—
8							3			
9						7		—	—	—
0						29	7	—	1	—
1						2				
2		—	2	1			25	—	—	—
3	82	—	—	—			3	—	—	—
4		—	—	—			3	—	—	—
5		—	—	—			1	—	—	—
6							1			
7		—	—	—				—	—	—
8		—	—	—		1	—			
0						9	2	—	1	—
1						4	2	—	—	—
3						1				
5			1			3				
3						4				
4						1				
5						1				
1		—	—	—						
2		—	—	—						
3		—	2	—			1			—
4										—
5		—	1	2			—			—
[illegible]		—					1			—
[illegible]			—	—			2			—
[illegible]			—	—			2			—
[illegible]		—								—
[illegible]			—	—			2			1
[illegible]		—	—	—						—
[illegible]							—			—

Zahlen = Anzahl Kröten/Strassenstück, — = keine Kröten, leer = keine Fahrt.

Diese Beobachtungen lassen darauf schliessen, dass die Winterruhe nicht einfach eine kältebedingte Abwesenheit von Aktivität im Sinne einer Kältestarre ist. Sie entspricht vielmehr einem relativ autonomen Hauptinstinkt, der im Herbst temperaturunabhängig einem Jahresrhythmus folgend einklinkt, bis er im Frühjahr vom Fortpflanzungsinstinkt abgelöst wird. Dafür spricht auch das relativ temperatur-unabhängige Erwachen im Frühjahr und die Winterpassivität von bei Zimmertemperatur gehaltenen Terrarienkröten.

Bei der von MOORE (Ms.) beobachteten Population war das Verhalten etwas temperatur-abhängiger und damit die Kalendergebundenheit des Verhaltens weniger ausgeprägt als bei uns: Die Herbstwanderung fiel vor allem auf den Oktober und November, aber auch im Dezember war noch einige Aktivität zu beobachten. Die proximalen Strecken konnten auch im Januar und Februar einige Überfahrene haben und die Laichwanderung war sehr langgezogen: Vorläufer erschienen schon im Januar, so dass einzelne Individuen kaum eine Winterruhe hatten, wenn nicht gerade Schnee lag.

Das Verhalten im Winter habe ich nicht beobachtet. TESTER und BRECKENRIDGE (1964) beschreiben, wie der in Erdhügeln überwinternde *Bufo hemiophrys* während der Winterruhe beträchtliche Vertikalbewegungen unternimmt, um seine Lage der Frostgrenze anzupassen.

ZUSAMMENFASSUNG

In dieser Studie wird das Verhalten der Erdkröte *Bufo bufo* (L.) untersucht.

Die Erdkröte ist ein kalendergebundener Plötzlichlaicher. Die Wanderung zu den Laichplätzen wird im Frühjahr in populationsspezifischen Zeiträumen aufgenommen. Auf Grund von Frequenzauszählungen auf bestimmten Standardstrecken lässt sich nachweisen, dass die äusseren Faktoren Temperatur, Regen und Dämmerungsgrad mit dem Wandertrieb zusammen in eine Reizsumme eingehen, welche die Wanderung auslöst (p. 939). In meteorologischen Ausnahmejahren zeigt es sich, dass die Wanderung auf eine „Sollzeit" angesetzt ist, die sich gegenüber den aktuell herrschenden Witterungsverhältnissen teilweise durchsetzen kann, wodurch das Verhalten relativ temperatur-unabhängig wird (p. 943).

Unmittelbar nach dem Laichen machen die ♀♀ eine Umstimmung durch, die sie veranlasst, in der folgenden Nacht den Laichplatz zu verlassen und gerichtet die Sommerquartiere aufzusuchen. Einige Tage später verlassen auch die meisten ♂♂ den Laichplatz; nur einzelne bleiben bis in den Mai zurück (p. 946).

Sobald die Kröten ihr Sommerquartier erreicht haben, steigt ihre kritische Temperatur für lokomotorische Aktivität von 5—6° C (Laichwanderung) auf 11—12° C (sommerliches Jagen). Auch in Bezug auf den Regen sind die Kröten im Sommer anspruchsvoller. Die Erhöhung der kritischen Temperatur nach de

Ankunft in den Sommerquartieren hat zur Folge, dass sich die Kröten noch einmal für 2—3 Wochen vergraben und in die Winterpassivität zurückfallen (Latenzperiode, p. 946).

Erst Anfang Mai kommen alle Kröten wieder hervor und nehmen die Sommeraktivität auf. Darunter sind auch die Jungen, Subadulten und dieenigen geschlechtsreifen ♀♀, die nicht am Laichplatz waren. Die meisten ♀♀ gehen nämlich nicht in zwei aufeinanderfolgenden Jahren zum Laichplatz (p. 971).

Die meisten Kröten haben ihre Sommerquartiere in 500—1500 m Entfernung om Laichplatz. Die beobachteten Extreme sind 50 m und 3000 m. Die Kröten les Gattikerweihers entfernen sich etwa doppelt so weit vom Laichplatz wie die es Waldweihers, die ♀♀ aller Populationen im Durchschnitt weiter als die ♂♂. Die Umgebung der Laichplätze und einige zusätzliche „Tabu"-Stellen innerhalb es sonst dicht besiedelten Raumes werden im Sommer aus unbekannten Gründen emieden. Vorzugsbiotop im Sommer ist der Wald. Die Bereiche der Sommeruartiere sind populationstypisch, obschon sich die Räume verschiedener Populaonen fast völlig überschneiden können. Verfrachtungen während der Laichzeit erden beim Aufsuchen der Sommerquartiere richtungs- und distanzmässig ompensiert. Das Aufsuchen der Sommerquartiere enthält deshalb wie die Laichlatzwanderung ein Orientierungsproblem. — Während der Sommermonate Mai is August sind die meisten Kröten ortstreu. Sie unternehmen in bestimmten agdquartieren häufig 50—150 m weite Exkursionen (p. 949).

Im August brechen diejenigen Kröten, die sich im folgenden Frühjahr am aichplatz einfinden werden, zur Herbstwanderung auf. Sie nähern sich bis den September beträchtlich den Laichplätzen, so dass für distal wohnende ndividuen der grössere Anteil der Laichplatzwanderung schon in den Herbst llt. In relativ laichplatznahen Warteräumen, die im Wald liegen müssen, werden e Kröten wieder sesshaft, denn bis zum Laichplatz dringen sie im Herbst nicht or. — Die Herbstwanderung steht wohl bereits unter der Führung des Fortlanzungsinstinktes, wobei aber die Schwellen gegenüber dem Frühjahr deutlich höht sind, so dass das eigentliche Paarungsverhalten nur ganz ausnahmsweise hon einmal im Herbst ausgelöst wird (p. 967).

In der ersten Oktoberhälfte graben sich die Kröten relativ witterungsabhängig ein. Aus der Winterruhe werden sie durch günstige Witterungsdingungen im Winter nicht geweckt.

Résumé

Ce travail analyse le comportement du crapaud commun *Bufo bufo* (L.). La saison de reproduction est courte et relativement fixe quant à la date. migration vers les places de frai commence à des périodes spécifiques pour les

différentes populations. Les facteurs extérieurs: température, pluie et lumièr crépusculaire agissent en complément des facteurs internes pour déclencher l migration. Lors des années météorologiquement exceptionnelles la migratio peut se produire en dépit de conditions actuelles défavorables, au moins jusqu' un certain point. Dans ces cas la migration est relativement indépendante de l température.

Après avoir pondu, les femelles modifient immédiatement leur comport ment et quittent la place de frai dans la nuit suivante en direction de leurs quartie d'été. Quelques jours plus tard la plupart des mâles à leur tour quittent l'étan Seuls quelques individus restent dans l'étang jusqu'en mai.

Dès que les crapauds ont atteint leur quartier d'été, leur température critiq d'activité augmente de 5—6° C (migration) à 11—12° C (chasse). Par conséque les crapauds s'enterrent pour deux ou trois semaines, retombant dans l'engou dissement parce que la température dans les nuits d'avril est trop basse.

Ce n'est qu'en mai que les crapauds réapparaissent y compris les jeunes les femelles qui n'ont pas participé au frai (la plupart des femelles ne fraye pas deux ans consécutivement).

La plupart des crapauds ont leur quartier d'été distant de 500 à 1500 m la place de frai. Les crapauds de l'un des étangs (le Gattikerweiher) s'éloigne en moyenne à une distance double de celle des crapauds de l'autre étang (Waldweiher). Les femelles de toutes les populations vont plus loin en moyen que les mâles. Les alentours de la place de frai et quelques autres milieux sont ino cupés en été. La forêt est le milieu préféré. Les territoires des quartiers d'été divers individus et de diverses populations peuvent se croiser, mais les popul tions ont leurs domaines propres: des individus écartés artificiellement au cou de leur migration de printemps ont compensé les écarts tant en ce qui conce la direction que la distance. L'auteur conclut à l'existence d'un problème d'orie tation. Pendant les mois d'été les crapauds sont liés à leurs quartiers dans l quels ils font des déplacements de 50 à 150 m, en quête de leurs proies.

En août tous les crapauds qui iront à la place de frai le printemps suiva commencent la migration d'automne. Jusqu'en septembre ils se rapprochent nett ment de l'étang de sorte que les individus qui ont leur quartier d'été spécia ment loin parcourent en automne déjà la plus grande partie du trajet. C'est da la forêt près de la place de frai que les crapauds deviennent sédentaires en se tembre ou octobre. Il est rare qu'un crapaud cherche l'eau déjà en automne.

La migration d'automne est sans doute commandée par l'instinct de repr duction, mais les seuils de réaction sont plus élevés qu'au printemps. C'est po quoi l'accouplement en automne est très rare.

Pendant la première moitié d'octobre les crapauds s'enterrent indépenda ment de la température ou presque. Ils ne sont pas réveillés par un temps cha en hiver.

Summary

This is an analysis of the behaviour of the Common toad *Bufo bufo*.

The breeding period is short and relatively constant as to the time of the year. Migration towards spawning grounds begins at specific periods for different populations. External factors: temperature, rain, and twilight, act complementary to the internal factors in initiating migration. In meteorologically exceptional years migration can take place to a certain extent in spite of unfavourable conditions. In such cases migration is relatively independent of temperature.

When the females have spawned, their behaviour changes and they leave the spawning grounds during the following night for their Summer quarters. A few days later most of the males leave the pond but a few may remain until May.

When the toads have reached their Summer quarters, their critical temperature of activity, 5-6° C (migration) increases to 11-12° C (search for food). Should the temperature during the night be too low in April, the toads will bury themselves for 2-3 weeks and become once more lethargic.

The toads will reappear in May only together with the young and females who have not spawned (most of the females do not spawn two years consecutively).

Most of the toads have Summer quarters at 500-1500 m from the spawning grounds. The specimens from the one pond (Gattikerweiher) go about twice the distance from those of the other (Waldweiher). The females of all the populations on an average go farther than the males. The surroundings of the ponds and also other areas are inoccupied in Summer. The forest is the preferred biotope. The areas of the Summer quarters of different individuals are sometimes crossed, but each population has its own area. Individuals artificially deviated during Spring migration compensate both the direction and the distance. A. concludes that there exists a problem of orientation. During the Summer months, the toads remain in their area in which they forage for food for distances of 50-150 m.

In August, all toads which will go to spawn in the following Spring begin an autumn migration. Until September, they come closer to the pond so that those whose Summer quarters are farthest away will have already accomplished most of the migration. It is in the forest, near to the spawning grounds that the toads will become fixed from September or October. It is exceptional that a toad will search for water already in the Autumn.

The autumnal migration is probably initiated by the reproductive instinct, but the reaction threshold is higher than in Spring and therefore copulation is rare in Autumn.

During the first half of October the toads dig themselves in whatever the temperature and do not emerge during warm Winter weather.

LITERATUR

ANDERSON, P. K. 1952. *Notes on amphibian and reptile populations in a Louisiana pine land area.* Ecol. 33: 274-278.

BELLIS, E. D. 1959. *A study of movement of american toads in a Minnesota bog.* Copei 1959: 173-174.

— 1962*a*. *The influence of humidity on wood frog activity.* Amer. Midl. Nat. 68 131-148.

— 1962*b*. *Cover value and escape habits of the wood frog in a Minnesota bog.* Her petologica 17: 228-231.

BLAIR, W. F. 1960. *A breeding population of the mexican toad (Bufo valliceps) in relatio to its environment.* Ecol. 41: 165-174.

BOGERT, CH. M. 1947. *A field study of homing in the carolina toad.* Amer. Mus. Nov 1355: 1-24.

BOULENGER, G. A. 1912. *Some remarks on the habits of british frogs and toads, wit reference to Mr. Cumming's recent communication on distant orientatio in amphibia.* Proc. Zool. Soc. London, 1912: 19-22.

BRATTSTROM, B. H. 1963. *A preliminary review of the thermal requirements of amphibians* Ecol. 44: 238-255.

BRECKENRIDGE, W. J. 1944. *Reptiles and amphibians of Minnesota.* Univ. Minn. Press Minneapolis, 202 p.

— and J. R. TESTER. 1961. *Growth, local movements and hibernation of the manitob toad, Bufo hemiophrys.* Ecol. 42: 637-646.

CUMMINS, H. 1920. *The role of voice and coloration in spring migration and sex recognitio in frogs.* J. Exp. Zool. 30: 325-343.

CUNNINGHAM, J. D. 1960. *Aspects of the ecology of the pacific slender salamander Batrachoseps pacificus, in southern California.* Ecol. 41: 88-99.

CUNNINGHAM, J. D. and D. P. MULLALLY. 1956. *Thermal factors in the ecology of th pacific treefrog.* Herpetologica 12: 68-79.

DOLE, W. J. 1965*a*. *Summer movements of adult leopard frogs, Rana pipiens Schreber in northern Michigan.* Ecol. 46: 236-255.

— 1965*b*. *Spatial relations in natural populations of the leopard frog, Rana pipien Schreber in northern Michigan.* Amer. Midl. Nat. 74: 464-478.

DUMAS, P. C. 1966. *Studies of the Rana species complex in the pacific northwest.* Copei 1966: 60-74.

EIBL-EIBESFELDT, I. 1950. *Ein Beitrag zur Paarungsbiologie der Erdkröte (Bufo bufo L.)* Behaviour 2: 217-236.

FISCHER-SIGWART, H. 1897. *Biologische Betrachtungen an unsern Amphibien. I. De Taufrosch, Rana fasca Roesel.* Vierteljahrsschr. Nat. forsch. Ges. Züric 42: 238-316.

FRAZER, J. F. D. 1953. *The breeding habits of toads (Bufo bufo) in lake Windermere* Brit. Journ. Herpet. 1: 153-159.

— 1966. *A breeding colony of toads (Bufo bufo L.) in Kent.* Brit. Journ. Herpet. 3 236-252.

FRISCH, O. v. 1965. *Beitrag zur Kenntnis der Wirbeltierfauna der Crau (Südfrankreich) Biologie und Oekologie.* Bonn. Zool. Beitr. 16: 92-126.

GLASS, F. M. and R. RUGH. 1944. *Seasonal study of the normal and pituitary stimulate frog (Rana pipiens), I. Testis and tumb pad.* Journ. Morph. 74: 409-421

GOIN, C. J. and O. B. GOIN. 1957. *Remarks on the behaviour of the squirrel treefrog, Hyla squirella.* Ann. Carnegie Mus. 35: 27-36.

GORDON, R. E. 1952. *A contribution to the life history and ecology of the plethodontid salamander Aneides aeneus (Cope and Packard).* Amer. Midl. Nat. 47: 666-701.

HECHT, G. 1930/31. *Winterschlaf und Paarungsdaten deutscher Amphibien.* Sitz. Ber. Ges. Nat. forsch. Fr. Berlin 1930/31: 316-329.

HEDIGER, H. 1956. *Instinkt und Territorium, in: L'instinct dans le comportement des animaux et de l'homme.* Paris, 521-543.

HEUSSER, H. 1956. *Biotopansprüche und Verhalten gegenüber natürlichen und künstlichen Umweltveränderungen bei einheimischen Amphibien.* Vierteljahrsschr. Nat. forsch. Ges. Zürich, 101: 189-210.

— 1958*a*. *Über die Beziehungen der Erdkröte (Bufo bufo L.) zu ihrem Laichplatz I.* Behaviour 12: 208-232.

— 1958*b*. *Markierungen an Amphibien.* Vierteljahrsschr. Nat. forsch. Ges. Zürich, 103: 304-320.

— 1960*a*. *Über die Beziehungen der Erdkröte (Bufo bufo L.) zu ihrem Laichplatz II.* Behaviour 16: 93-109.

— 1960*b*. *Instinkterscheinungen an Kröten, unter besonderer Berücksichtigung des Fortpflanzungsinstinktes der Erdkröte (Bufo bufo L.).* Z. Tierpsychol. 17: 67-81.

— 1961. *Die Bedeutung der äusseren Situation im Verhalten einiger Amphibienarten.* Rev. Suisse Zool. 68: 1-39.

— 1963. *Die Ovulation des Erdkrötenweibchens im Rahmen der Verhaltensorganisation von Bufo bufo L.* Rev. Suisse Zool. 70: 741-758.

— 1964. *Zur Laichplatzorientierung der Erdkröte, Bufo bufo L.* Mitt. Nat. forsch. Ges. Schaffhausen 28: 1-12.

— und R. HONEGGER. 1955. *Die Verbreitung der Amphibien am mittleren Zimmerberg.* Vierteljahrsschr. Nat. forsch. Ges. Zürich, 100: 282-290.

HINSCHE, G. 1926. *Über Brunst- und Kopulationsreaktionen des Bufo vulgaris.* Z. vgl. Physiol. 4: 564-606.

JUNGFER, W. 1943. *Beiträge zur Biologie der Erdkröte (Bufo bufo L.) mit besonderer Berücksichtigung der Wanderung zu den Laichgewässern.* Z. Morph. Ökol. Tiere. 40: 117-157.

KALELA, O. 1954. *Populationsökologische Gesichtspunkte zur Entstehung des Vogelzuges.* Ann. Zool. Soc. Vanamo, 1954: 1-30.

KLEINSTEUBER, H. 1964. *Untersuchungen zur Laichwanderung der einheimischen Erdkröte Bufo bufo L.* Diss. Göttingen, 54 p.

LIERATH, W. 1959. *Späte Paarungszeit des Grasfrosches.* Datz, 1959.

LORENZ, K. 1931. *Beiträge zur Ethologie sozialer Corviden.* J. Ornithol. 79: 67-120.

— 1950. *The comparative method in studying innate behaviour patterns.* Symp. Soc. Exper. Biol. 4: 221-268.

MARTOF, B. S. 1953*a*. *Home range and movements of the green frog, Rana clamitans.* Ecol. 34: 529-543.

— 1953*b*. *Territoriality in the green frog, Rana clamitans.* Ecol. 34: 165-174.

— 1960. *Autumnal breeding of Hyla crucifer.* Copeia, 1960: 58-59.

MERTENS, R. 1947. *Die Lurche und Kriechtiere des Rhein-Main-Gebietes.* Frankfurt a.M., 144 p.

— 1958. *Wie findet der Grasfrosch sein Laichgewässer ?* Kosmos, 1958: 190.

MOORE, H. J. 1954. *Some observations on the migration of the toad (Bufo bufo bufo).* Brit. Journ. Herpet. 1: 194-224.

— unpubl. Ms. *Autumn movements of the toad (Bufo bufo bufo).*

MULLALLY, D. P. and J. D. CUNNINGHAM. 1956. *Aspects of the thermal ecology of yosemite toad.* Herpetologica 12: 57-67.

NICE, M. M. 1937. *Studies in the life history of the song sparrow I.* Trans. Linn. Soc. N.Y., 4: 1-247.

OLDHAM, R. S. im Druck *a. Spring movements in the american toad, Bufo americanus.*

— im Druck *b. Orienting mechanisms of the green frog, Rana clamitans.*

PACKER, W. C. 1960. *Bioclimatic influences on the breeding migration of Taricha rivularis.* Ecol. 41: 509-517.

ROSTAND, J. 1947. *La vie des crapauds.* Ed. Stock. Paris, 220 p.

SAVAGE, R. M. 1935. *The influence of external factors on the spawning date and migration of the common frog, Rana temporaria temporaria Linn.* Proc. Zool. Soc. London, 1935: 49-98.

— 1961. *The ecology and life history of the common frog (Rana temporaria temporaria).* Pitman, London, 221 p.

SCHWEIZER, H. 1960. *Späte Paarungszeit des Grasfrosches.* Datz, 1960: 30.

SEITZ, A. 1940. *Die Paarbildung bei einigen Cichliden I.* Z. Tierpsychol. 4: 40-84.

SHOOP, C. R. 1960. *The breeding habits of the mole salamander, Ambystoma talpoideum (Holbrook), in southeastern Louisiana.* Tulane Stud. Zool. 8: 65-82.

SMITH, M. 1954. *The british amphibians and reptiles.* Collins, London, 322 p.

STRÜBING, H. 1954. *Über Vorzugstemperaturen von Amphibien.* Z. Morph. Ökol. Tiere. 43: 357-386.

TESTER, J. R. and W. J. BRECKENRIDGE. 1964. *Winter behaviour patterns of the manitoba toad, Bufo hemiophrys, in northwestern Minnesota.* Ann. Acad. Sci. Fennicae S.A. IV. 71/31: 423-431.

TINBERGEN, N. 1942. *An objectivistic study of the innate behaviour in animals.* Bibl. biotheor. 1: 39-98.

TWITTY, V. C. 1959. *Migration and speciation in newts.* Science 130: 1735-1743.

— 1961. *Experiments on homing behaviour and speciation in Taricha.* Vertebrate Speciation, Univ. Tex. Symp. 415-459.

— D. GRANT and O. ANDERSON. 1964. *Long distance homing in the newt Taricha rivularis.* Proc. Nat. Acad. Sci. 51: 51-58.

WADDINGTON, L. F. G. 1952. *Toads hibernating under water.* Brit. Journ. Herpet. 1: 112-113.

WAGNER, H. O. 1957. *Vogelzug, Umweltreize und Hormone.* Verh. Dtsch. Zool. 1957: 289-298.

— 1961. *Beziehungen zwischen dem Keimdrüsenhormon Testosteron und dem Verhalten von Vögeln in Zugstimmung.* Z. Tierpsychol. 18: 302-319.

Tome 75, n° 49 — Décembre 1968

Untersuchungen zur Taxonomie von *Hydra circumcincta* Schulze 1914, *Hydra stellata* Schulze 1914 und *Hydra ovata* Boecker 1920

von

P. TARDENT, R. LEUTERT und E. FREI [1]
Zool. Institut, Universität Zürich

Mit 5 Abbildungen und 1 Tabelle

1. EINLEITUNG

Obgleich die zur Gattung Hydra gehörenden Süsswasserpolypen in zunehmendem Masse als experimentelle Objekte Verwendung finden, gibt es in der Taxonomie dieser Gattung noch zahlreiche ungelöste Probleme. Diese Tatsache war schon oft Ursache von Missverständnissen und Fehlinterpretationen, so dass sich auch für den Entwicklungsphysiologen eine taxonomische Überarbeitung dieser Gattung aufdrängt. Dabei muss auch der Bildung von lokalen und geographischen Rassen sowie den durch künstliche Zuchtbedingungen verursachten Modifikationen vermehrt Rechnung getragen werden (vergl. KUWABARA, 1936).

Die letzte taxonomische Synopsis der bis heute bekannten europäischen und aussereuropäischen Vertreter der Hydridae verdanken wir EWER (1948). Diese Zusammenstellung unterscheidet zwischen vollständig und unvollständig beschriebenen Arten. Zu den letzteren gehören u.a. die europäischen Arten *Hydra circumcincta* Schulze 1914, *Hydra stellata* Schulze 1914 und *Hydra ovata* Boecker 1920, über deren Artmerkmale nur fragmentarische und ungenügend dokumen-

[1] Diese Untersuchungen wurden vom „Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung“ (Gesuch 3991) unterstützt.

tierte Angaben vorliegen, weil die Originalbeschreibungen sich zum Teil auf kurzfristige Untersuchungen einzelner Exemplare stützen. So fehlen z.B. Angaben über die sexuelle Fortpflanzung von *H. stellata* und *H. ovata*. Deshalb konnte bis heute nicht entschieden werden, ob es sich um drei gute Arten handelt, oder ob diese zu ein und derselben Art gehörend betrachtet werden müssen. Vermutungen in diesem Sinne äusserte schon SCHULZE (1927, p. 133): „Wahrscheinlich gehören *stellata* und *circumcincta* zu einer Art, die den Namen *circumcincta* tragen müsste". Ewer (1948, p. 240) seinerseits schreibt über *H. ovata*: „This description closely resembles that given for *H. circumcincta* and further observations may establish the identity of the two species". Ein Grund für diese noch herrschende Unklarheit mag darin liegen, dass die drei erwähnten Arten im Gegensatz zu anderen europäischen Vertretern dieser Gattung (z.B. *H. viridis*, *H. fusca*, *H. attenuata*, *H. vulgaris*) unseres Wissens weder im Laboratorium gezüchtet noch zu experimentellen Zwecken herangezogen wurden. Infolgedessen fehlen uns vorläufig zahlreiche für die Abklärung dieses taxonomischen Problems notwendige Daten.

Die im Herbst 1967 gemachte zufällige Entdeckung einer umfangreichen Population von Hydren, die den für *H. circumcincta* gegebenen Beschreibungen weitgehend entsprachen, veranlasste uns, dieses Material für eine eingehendere Prüfung der erwähnten Fragen auszunützen. Untersuchungen über die Morphologie und das Verhalten dieser Hydra sowie ein Versuch, die Taxonomie der Artengruppe *circumcincta*, *ovata* und *stellata* zu bereinigen, sind Gegenstand der vorliegenden Arbeit.

2. MATERIAL UND METHODEN

Im September 1967 traten in einem künstlichen Teich (6 × 14 m) des Zoologischen Instituts der Universität Zürich grosse Mengen einer bis anhin an diesem Fundort nicht nachgewiesenen Hydra auf, bei der es sich — wie auf Grund einer Vorbestimmung ermittelt werden konnte — um *Hydra circumcincta* Schulze 1914 handeln musste. Auf dem lockeren Sedimentschlamm des ca. 40 cm tiefen Teiches bildeten die dichtstehenden Polypen einen „Rasen". Die auffallend intensive Rotfärbung der Polypen war, wie wir vermuten, auf ein zu jener Zeit reiches Angebot an stark Carotinoid-haltigen Cladoceren (*Alona rectangula* Sars) zurückzuführen, deren Ansammlungen auf der Schlammoberfläche als rote Flecken deutlich sichtbar waren.

Die eingesammelten Hydren wurden zunächst vom Schlamm befreit und in flache, künstliches Zuchtwasser (LOOMIS und LENHOFF 1956) enthaltende Pyrexschalen überführt und bei 18° C ± 1° C im Thermostaten gehalten. Die Belichtungsbedingungen entsprachen dort einem künstlichen 12-stündigen hell-dunkel Wechsel. Eine reichliche Fütterung mit käuflich erworbenem Seeplankton (Clado-

cera, Copepoda) erfolgte in Abständen von zwei Tagen. 2 Stunden nach Fütterung wurde die Zuchtlösung erneuert. Als Folge dieser Behandlung setzte in diesen Massenzuchten eine sehr intensive vegetative Vermehrung der Polypen ein.

Aus diesen Zuchten wurden 10 Einzelpolypen („Stammtiere") in Halbrundschalen (10 ccm) isoliert und unter den oben beschriebenen Aussenbedingungen gehalten. Während 5 Monaten wurden der Zustand und das Verhalten dieser Stammtiere in regelmässigen Zeitabständen protokolliert. Aus den vegetativ gezeugten Nachkommen der Stammtiere wurden Klone gebildet. Für die Untersuchung der Nematocysten (Abb. 2) quetschten wir ganze Polypen oder Fragmente davon unter dem Deckglas. Sämtliche Messungen wurden auf Fotografien (Abb. 2) vorgenommen.

3. MORPHOLOGIE

Wie im Laufe der Beobachtungen festgestellt werden konnte, hatten die künstlichen Zuchtbedingungen eine graduelle Veränderung bestimmter morphologischer Merkmale wie Grösse, rel. Tentakellänge und Pigmentierung zur Folge, so dass sich aus einem Vergleich zwischen Frischfängen und Zuchttieren zum Teil beträchtliche Unterschiede ergaben (Abb. 1a—d).

Die Körpergrösse der frisch gesammelten Polypen blieb stets hinter derjenigen der Zuchttiere zurück. In ausgestrecktem Zustand erreichten erstere eine Maximallänge von nur 5 mm (Abb. 1a), während diese sich bei Zuchttieren innerhalb weniger Wochen verdoppelte (Abb. 1d). Die Unterschiede betreffen auch die relative Länge der Tentakel: Bei Frischfängen entsprach die Länge der vollständig entfalteten Tentakel nur ca. 1/3 der Körperlänge, während sich bei Zuchttieren das Verhältnis zugunsten der Tentakel bis 1:1 veränderte. Die unter Laboratoriumsbedingungen gehaltenen Polypen verloren auch teilweise ihre intensive Rotfärbung. Diese Veränderung ist zweifellos auf einen geringeren Carotinoid-Gehalt des verwendeten Zuchtfutters zurückzuführen. Andere durch die künstliche Haltung bedingte modifikatorische Änderungen konnten nicht festgestellt werden.

Auch im vollständig ausgestreckten Zustand lässt sich in der schlanken Rumpfsäule (Abb. 1d) keine deutliche Grenze zwischen dem Gastralabschnitt einerseits und dem Stielteil andererseits erkennen. Es handelt sich demnach nicht um eine „gestielte" *Hydra.* Im extrem kontrahierten Zustand verformt sich der Körper zu einer Kugel (Abb. 1b, c). Die Tentakel sind, wenn ausgestreckt, schlank. Im kontrahierten Zustand stehen sie rechtwinklig zur Körperachse ab und sind im Basalabschnitt deutlich verdickt, verjüngen sich aber wieder unmittelbar vor der Ansatzstelle. Anordnung und Form der kontrahierten Tentakel vermitteln den Eindruck eines meist 6-strahligen Sterns (Abb. 1c).

Die Zahl der Tentakel von frisch gesammelten Polypen lag, von wenigen Ausnahmen abgesehen, bei 6. In Abb. 4 sind die Häufigkeiten der bei insgesamt

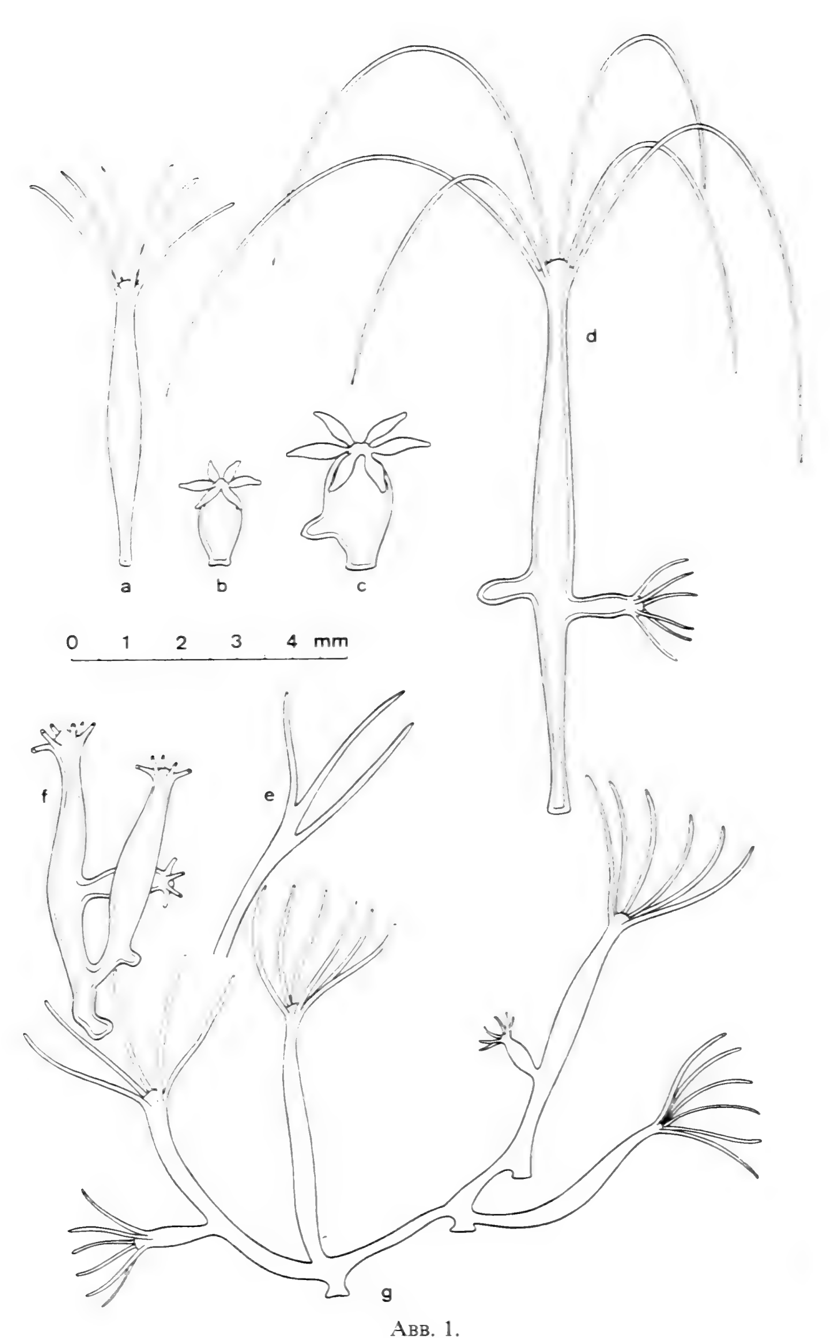


ABB. 1.

Gestalt und Erscheinungsformen von *Hydra circumcincta* Schulze 1914 (nur a—d sind masstäblich dargestellt).

a—c: Frisch gesammelte Exemplare im ausgestreckten und kontrahierten Zustand.
d: Polyp mit Knospen aus Laboratoriumszuchten
e: häufig auftretende Gabelung der Tentakel
f: Doppelbildungen mit 2 Haftorganen
g: Kolonialgebilde mit 3 Haftorganen. Die Polypen stehen durch stolo-ähnliche Fortsätz miteinander in Verbindung.

334 adulten Zuchttieren ermittelten Tentakelzahlen graphisch wiedergegeben. Diese bewegen sich zwischen einem Minimum von 4 und einem Maximum von 9, wobei die Zahl 6 (66.4%) am häufigsten registriert wurde. Eine sehr ähnliche Verteilungskurve (Abb. 4) lieferten die Knospen unmittelbar nach ihrer Loslösung vom Mutterpolypen. Häufiger als bei anderen Arten konnten Missbildungen der Tentakel, meist Gabelbildungen (Abb. 1e), beobachtet werden.

Auffallend sowohl bei Frischfängen und besonders bei Zuchttieren war die grosse Häufigkeit, mit der abnorme Wuchsformen auftraten. Doppel- oder Dreifachbildungen (Abb. 1f), die sehr oft mit der Entwicklung zusätzlicher und überzähliger Fusscheiben verbunden waren, bildeten keine Seltenheit. In Extremfällen entstanden richtige Kolonialgebilde, deren Einzelindividuen durch stolo-ähnliche Brücken miteinander verbunden blieben (Abb. 1g). Über die Entstehungsweise dieser Anomalien und deren Ursachen und Häufigkeit sind noch keine Untersuchungen gemacht worden. Wir glauben jedoch, dass es sich wenigstens zum Teil um morphogenetische Reaktionen auf geringfügige mechanische Schädigungen und um die Folgen eines Ausbleibens der Trennung von Knospe und Muttertier handelt. Untersuchungen über die Entstehung und das Schicksal derartiger Anomalien und über das Regenerationsvermögen sind geplant.

4. NEMATOCYTEN

Merkmale wie Körpergrösse, relative Tentakellänge und Pigmentgehalt sind im Falle der *Hydridae* unzuverlässige Merkmale, weil sie zum Teil einer unüberblickbaren, individuellen, jahreszeitlich und ernährungsbiologisch bedingten Variabilität unterworfen sind. Form, Grösse und Feinstruktur der Nematocysten dagegen sind, da sie den geringsten modifikatorischen Veränderungen unterworfen sind, zuverlässige Artmerkmale, obwohl sie — wie Werner (1965) kürzlich gezeigt hat — als Hilfsmittel bei der Analyse grösserer phylogenetischer Zusammenhänge enttäuschend wenig auszusagen vermögen.

Die in der meist älteren Literatur veröffentlichten Beschreibungen der Nematocysten der *Hydridae* sind oft mangelhaft und unzureichend illustriert, so dass diese Angaben leider nur in beschränktem Masse für Vergleichszwecke herangezogen werden können.

Hydra circumcincta Schulze 1914 verfügt über insgesamt 4 Kapseltypen: Stenothelen, holotriche Streptolinen, atriche Stereolinen und Desmonemen (Weill 1934, Werner 1965). In Abb. 3 sind die Formen, die lichtmikroskopisch auflösbaren Feinstrukturen, die Dimensionen und deren Streuungsbreiten dieser Kapseltypen wiedergegeben.

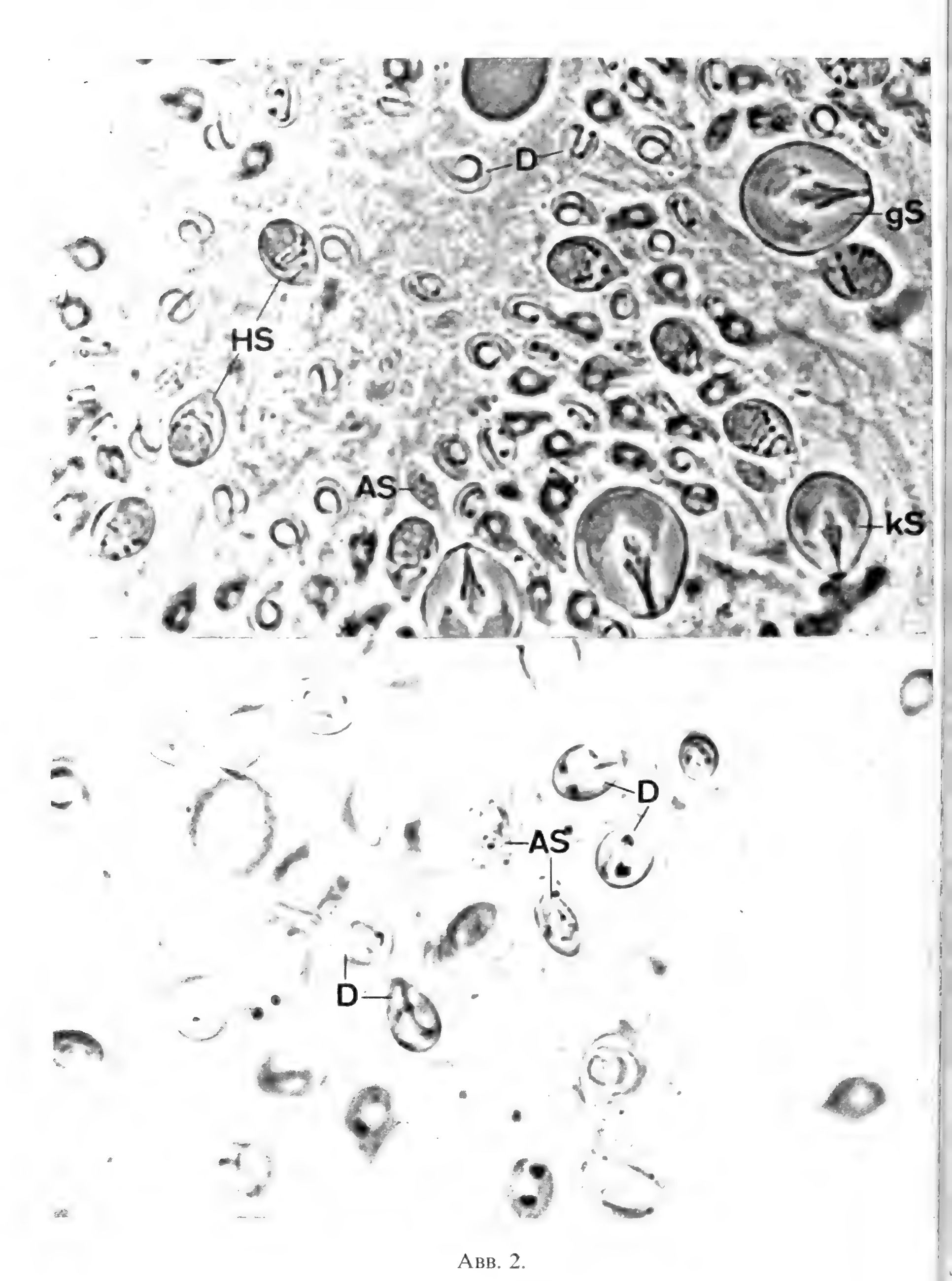


ABB. 2.

Mikrophotos der Nematocyten von *H. circumcincta*

a: Quetschpräparat eines Tentakels (1024 ×)

b: Quetschpräparat eines Tentakels (1440 ×)

(AS = atriche Stereoline, D = Desmonemen, HS = holotriche Streptolinen, kS = klei[n]
Stenothelen, gS = grosse Stenothelen).

Stenothelen (Penetranten)

Die Grösse der Stenothelen (Abb. 3) kann bei ein und demselben Individuum in hohem Masse variieren (Länge 11.2—22.2 μ). Eine Gruppierung der Kapseln in verschiedene Grössenklassen, wie dies LEHN (1951) für die Stenothelen von *H. attenuata* Pall. versucht hat, ist nicht möglich, da die Übergänge schleifend sind. Der durchschnittliche B/L-Index, d.h. der Quotient gebildet aus dem grössten Durchmesser (B) der Kapsel und deren Länge (L) beträgt 0.84 und zeigt, dass die Stenothelen von *H. circumcincta* ähnlich wie die von *H. viridis* kugelförmig sind, während diejenigen von *H. fusca* wesentlich schlanker und bedeutend kleiner sind (Tabelle 1). Der distale Teil des Fadens ist in der ruhenden Kapsel in rechtwinklig zur Längsachse der Kapsel stehenden Windungen aufgewickelt.

TABELLE 1

Breite/Länge Indexe der Stenothelen und holotrichen Streptolinen von 4 verschiedenen Arten der Gattung *Hydra*

	Stenothelen	holotriche Streptolinen
H. circumcincta	0.84 (0.73—0.89)	0.70 (0.64—0.78)
H.viridis	0.85 (0.75—0.86)	
H. attenuata	0.81 (0.77—0.85)	0.47 (0.41—0.50)
H. fusca	0.73 (0.70—0.76)	0.41 (0.37—0.46)

Holotriche Streptolinen (Glutinanten)

Dieser Kapseltyp zeichnet sich hinsichtlich seiner Form und dem Aufwindungsmodus seines Fadens durch eine gute taxonomisch verwertbare Artspezifität aus.

Während die Streptolinen von *H. fusca* und *H. attenuata* eine oval längliche Form aufweisen (Tabelle 1) und die von *H. viridis* typisch bananenförmig sind, ist die holotriche Streptoline von *H. circumcincta* auffallend rundlich (Abb. 3). Dieser Unterschied geht aus der in Tabelle 1 gegebenen Gegenüberstellung der B/L-Indexe klar hervor. Die Streptoline ist nicht streng rotationssymmetrisch, da die Spitze, ähnlich wie diejenige der Desmonemen, leicht einseitig abgebogen ist.

Der im Innern der ruhenden Kapsel aufgewundene Faden bildet an seiner Basis 4 regelmässige Windungen, deren Ebene fast senkrecht zur Längsachse der Kapsel stehen. Diese Spirale geht dann in einen optisch nicht entwirrbaren Knäuel über, der die untere Hälfte der Kapsel ausfüllt.

Atriche Sterolinen

Die Zahl der atrichen Sterolinen ist sowohl in den Tentakeln als auch in der Rumpfsäule relativ gering. Die Kapseln, deren Spitze sich leicht seitlich abbiegt, sind schlank. In ihrem Innern ist der Faden knäuelartig aufgewunden.

Desmonemen (Volventen)

Form, Grösse und Struktur der Desmonemen sind innerhalb der zu vergleichenden Arten einheitlich und können als taxonomische Kriterien nicht verwendet werden. Sie sind bei *H. circumcincta* etwas schlanker als bei anderen Arten.

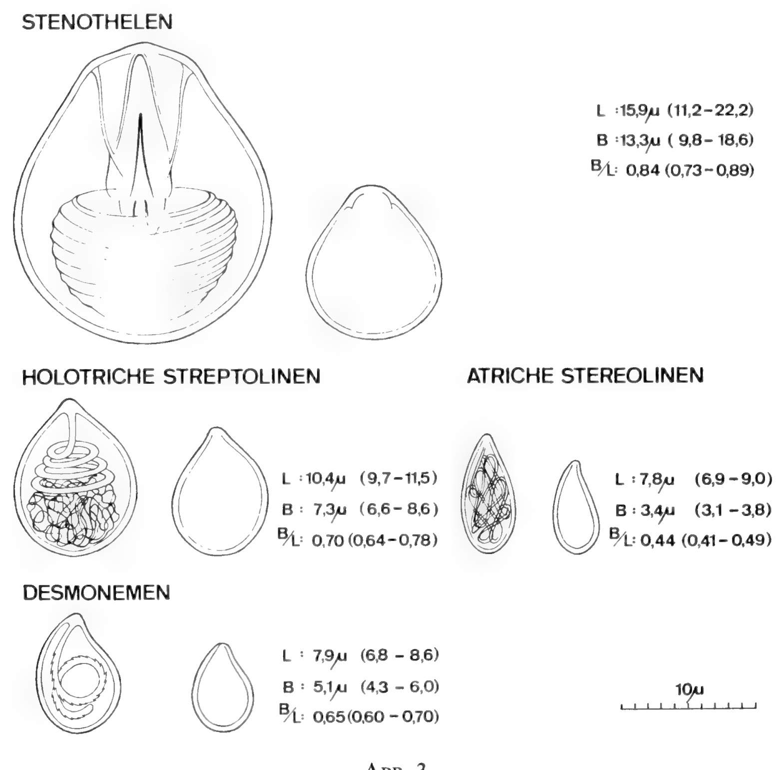


ABB. 3.

Nematocysten von *H. circumcincta.* Die grössten und kleinsten Kapseln jedes Typs sind massstäblich dargestellt. Die Zahlen geben die Durchschnitte und Extremwerte (Klammern) der Längen, Durchmesser und B/L-Indexe der verschiedenen Kapseltypen an.

Untersuchungen über die Zahl und die relative Häufigkeit der vier Nematocyten-Typen in den verschiedenen Körperbereichen von *H. circumcincta* stehen noch aus. Entsprechende Erhebungen bei *H. attenuata* (ZUMSTEIN und TARDENT unveröffentlicht) haben jedoch gezeigt, dass diese Parameter sehr grossen individuellen Schwankungen unterworfen sind, so dass ihnen als Artmerkmale keine praktische Bedeutung zukommt.

5. VEGETATIVE VERMEHRUNG

Das Axialniveau innerhalb dessen die Knospen entstehen, liegt bei dieser Art zu Beginn des untersten Drittels der Rumpfsäule (Abb. 1d). Die senkrecht zur Körperachse auswachsenden Knospen sind auffallend schlank. Sie bilden zunächst ein kegelförmiges Hypostom, um das herum alle Tentakel gleichzeitig aussprossen. Im Gegensatz zu anderen Arten (z.B. *Hydra attenuata* Pall.) ist die sich vom Muttertier loslösende Knospe gleich mit der definitiven Zahl von Tentakeln ausgerüstet (Abb. 4).

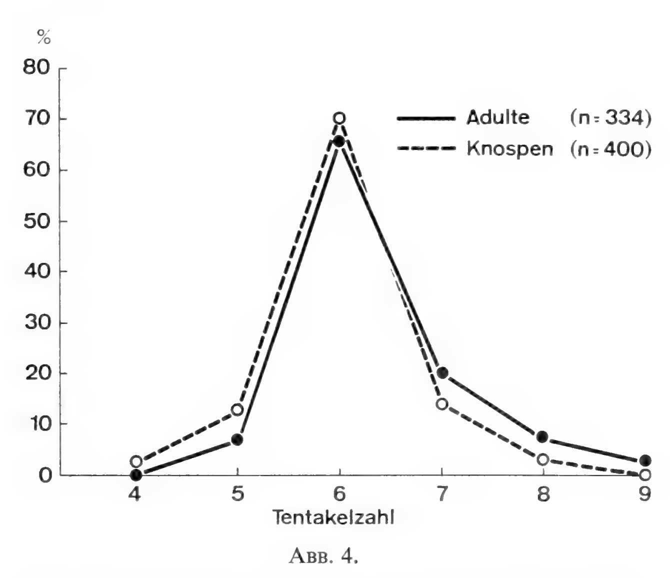


Abb. 4.

Vergleich der Tentakelzahlen von adulten Polypen und Knospen nach Loslösung vom Mutterpolypen.

Bei gut ernährten Polypen können in rascher Folge 3—4 Knospen am gleichen Tier entstehen (Abb. 1d). Die Entwicklungsdauer der Knospe vom Entstehen der ersten äusserlich sichtbaren Anlage bis zur Loslösung vom Mutterpolypen variiert stark. Sie beträgt durchschnittlich ca. 48 Stunden. Die Knospungsintensität von *H. circumcincta* beurteilt nach der Zahl der von einzeln überwachten Tieren innerhalb einer bestimmten Zeitspanne erzeugten Knospen ist nicht wesentlich verschieden von derjenigen von *H. attenuata* und *H. fusca*, die unter identischen Bedingungen gehalten wurden:

Hydra circumcincta :	12.8 Kn / Ind. / 30 Tage (n = 10)
H. attenuata :	10.8 Kn / Ind. / 30 Tage (n = 10)
H. fusca :	11.8 Kn / Ind. / 30 Tage (n = 8)

6. GAMETOGENESE

Unter den am Fundort gesammelten Individuen konnten nie Sexualtiere festgestellt werden. Kurze Zeit nachdem die Tiere den beschriebenen Laboratoriumsbedingungen ausgesetzt worden waren, setzte eine intensive Gametogenese ein, die z.T. bis zu 10% sämtlicher Individuen einer Population erfasste. Die Beobachtungen über die Sexualaktivität von einzelnen „Stammtieren" und Massenzuchten ergaben, dass es sich bei *Hydra circumcincta* im Sinne der von BACCI (1950) vorgeschlagenen Nomenklatur um einen nicht-balancierten Hermaphroditen handelt, bei dem sich die männlichen und weiblichen Potenzen in zeitlicher Staffelung oder gleichzeitig äussern können. Im Gegensatz zur ebenfalls zwittrigen *H. attenuata* Pall. wo Simultan-Hermaphroditen äusserst selten auftreten (TARDENT 1966, 1968) waren Polypen von *H. circumcincta*, die gleichzeitig Hoden und Eier trugen (Abb. 5b) wesentlich häufiger anzutreffen. Stichproben (n = 54) haben gezeigt, dass ungefähr 1/3 aller sexuell aktiven Tiere Simultanzwitter waren, während 19% nur Hoden, 48% nur Eier bildeten. Wie aus Einzelprotokollen von „Stammtieren" hervorgeht, waren die eingeschlechtigen Funktionszustände meist nur auf einzelne Sexualperioden beschränkt. Ein Individuum z.B. das im Laufe einer Sexualperiode nur Eier zeugt, kann in der nächstfolgenden Periode Simultanzwitter sein. *H. circumcincta* ist also bezüglich der Geschlechtsdetermination noch labiler als *H. attenuata* Pall. SCHULZE (1927, p. 48) schreibt „Beobachtet wurden nur hermaphrodite Tiere". Aus den Angaben geht jedoch nicht deutlich hervor, ob diese Aussage sich auf einzelne Sexualphasen oder auf den gesamten Determinationszustand bezieht.

Wie Abb. 5b zeigt, entstehen die Hoden vorzugsweise im distalen Abschnitt der Rumpfsäule. Die Zahl der pro Individuum und Sexualphase zur Reifung gelangenden Hoden ist gering und liegt zwischen 1—4. Reife Hoden können aber auch, wie in Abb. 5c dargestellt, im mittleren Abschnitt des Rumpfes auftreten. Abb. 5c zeigt die aufeinanderfolgenden Phasen der Hodenentwicklung und Resorption. Typisch ist die schlanke Form des Kegels, der im ausgereiften Zustand basal leicht verjüngt ist. Dieses besondere Merkmal geht auch aus der von SCHULZE (1927) in Fig. 24 gegebenen Darstellung hervor (eine ähnliche Hodenform weist nach Angaben von SCHULZE (1927) auch *Hydra braueri* Bedot 1912 auf).

Eine der überraschenden Erscheinungen liegt in der Tatsache, dass die Rumpfregion innerhalb der die Eier heranreifen sehr weit basalwärts liegt und meistens mit der Knospungsregion zusammenfällt (Abb. 5a—c). Die Oocyten können aber auch etwas oberhalb oder sogar unterhalb derselben auftreten. Da sie sich im Laufe der Oogenese basalwärts verlagern ,liegen die Eihalter mit den Ootiden meist unterhalb der Knospungsregion. Für einen Vertreter der Gattung *Hydra*

ist dies eine ungewohnte Erscheinung, die — soweit uns bekannt — bis jetzt noch nie beschrieben wurde.

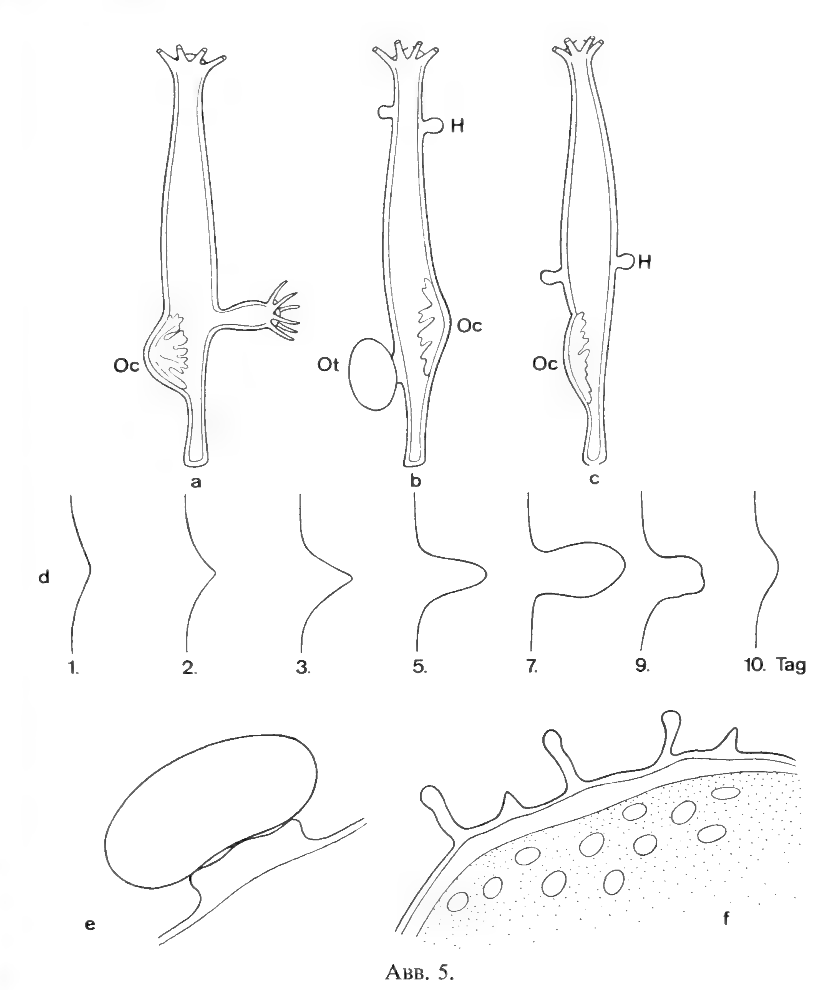


ABB. 5.

Die Gonaden von *H. circumcincta*

: weibl. Polyp mit Oocyte (Oc) unterhalb der Knospungsregion
: Zwitter mit 2 distal liegenden, reifen Hoden (H), einer basalen Oocyte und einer Ootide (Ot)
Zwitter mit basalständigen Hoden
: Entwicklung, Reifung und Resorption des Hodens
Form der Ootide
Struktur der Eihülle.

Obschon in Massenzuchten stets Individuen mit reifen Hoden anwesend aren, blieb der Prozentsatz der befruchteten Eier stets niedrig. Unbefruchtete ier zerfielen ca. 24 Stunden nach ihrer Ablösung vom Eihalter. Die befruchteten ier dagegen bilden eine dünne Hülle, deren Aussenfläche wie die mikroskopische

Untersuchung zeigt, mit regelmässig verteilten, stumpfen oder geknöpften Dornen besetzt ist (Abb. 5f). Diese Strukturen stimmen mit der von Schulze (1927) für die Eihülle von *H. circumcincta* gegebenen Beschreibung gut überein. Das befruchtete, beschalte Ei ist abgeflacht und auf der dem Eihalter zugekehrten Seite leicht konvex (Abb. 5e). Es wird in Übereinstimmung mit den Angaben von Schulze (1927) vom Polypen an den Glaswänden der Gefässe festgeklebt. Angaben über die Entwicklungsdauer liegen bis jetzt noch keine vor. Wie bei *H. attenuata* (Tardent 1966) schliessen sich bei *H. circumcincta* Knospung und Gametogenese gegenseitig nicht aus.

7. TAXONOMIE

In diesem Kapitel soll unter Ausnützung des untersuchten Materials versucht werden, abzuklären, ob sich die Aufrechterhaltung der drei Arten *H .circumcincta*, *H. stellata* und *H. ovata* rechtfertigen lässt oder ob es sich um ein und dieselbe Art handelt.

Hydra circumcincta Schulze 1914

Diese Art wurde von Schulze (1914) als neue Art beschrieben. (Der Name *circumcincta* bezieht sich auf die besondere Statoblasten-ähnliche Struktur der Eihülle.) Es kann nicht entschieden werden, ob diese Art mit der von Korotneff (1883) beschriebenen *Hydra aurantiaca* identisch ist.

Nach Angaben von Schulze (1927) ist *H. circumcincta* bis zu jenem Zeitpunkt an verschiedenen Orten in Deutschland, England, Frankreich und Russland aufgefunden worden. Fundortangaben aus neuerer Zeit fehlen. Schweizerische Fundorte sind uns nicht bekannt. Die in der ausführlichen Beschreibung von *H. circumcincta* (Schulze 1917) enthaltenen Angaben über Biotop, Gestalt, Bau der Nesselkapseln und Fortpflanzung stimmen weitgehend mit unseren Beobachtungen überein. Nach Schulze (1917, 1927) wurde *H. circumcincta* hauptsächlich im Schlamm stehender Gewässer oder unter Steinen gefunden. Diese Angaben stimmen mit dem Charakter unseres Fundortes gut überein.

Schulze (1917) beschreibt *H. circumcincta* als zierlichste und kleinste Art der Gattung, deren Körperlänge (ohne Tentakel) 5 mm nicht überschreitet. Die Rumpfsäule unserer Frischfänge (Abb. 1a) war auch im ausgestreckten Zustand nie länger als 5 mm. Gut gefütterte Zuchttiere jedoch verdoppelten nach einigen Wochen ihre Körpergrösse. Wir wissen aber nicht, ob die von Schulze angeführten Dimensionen sich auf Frischfänge oder Zuchttiere beziehen. Über die relative Tentakellänge schreibt Schulze (1917, p. 47): „Arme bei ausgestrecktem Körper nur etwa 1/3 der Körperlänge erreichend". Auch diese Massangabe deckt sich mit unseren Beobachtungen an Frischfängen (Abb. 1a). Unter Zuchtbedingungen jedoch konnten wir eine starke Längenzunahme der Tentakel feststellen (Abb. 1d)

In keiner Beschreibung von *H. circumcincta* wird erwähnt, dass die kontrahierten Tentakel an ihrer Basis verjüngt sind und sternförmig vom Hypostom abstehen (vergl. Abb. 1b, c). Ausserdem fehlen in der Literatur Andeutungen auf abnormale Wuchsformen, wie wir sie häufig beobachten konnten (Abb. 1f, g). In SCHULZE (1917) sind die Nematocyten nur in Umrisszeichnungen wiedergegeben. Die Grössenverhältnisse und Formen stimmen mit den von uns in Abb. 3 dargestellten Kapseln weitgehend überein. Eine gute Abbildung der holotrichen Streptoline, die SCHULZE (1927, Fig. 20) erst später veröffentlichte, zeigt mit der von uns dargestellten Kapsel (Abb. 3) ebenfalls eine gute Übereinstimmung.

SCHULZE (1917) bemerkt, dass er Knospenbildung nur in zwei einzelnen Fällen beobachten konnte. Unsere Frischfänge und Zuchttiere dagegen zeigten eine sehr intensive Knospungstätigkeit. *H. circumcincta* ist nach SCHULZE ein protandrischer Hermaphrodit, bei dem zuerst 1—3 Hoden, später 1 — (selten) 2 Eier auftraten. In unseren Zuchten traten ausser Simultanzwittern auch Individuen auf, die im Laufe einer Sexualperiode entweder nur Hoden oder Eier bildeten. Derartige Unterschiede, die wohl auf Rassenbildungen beruhen, sind bei anderen Arten (KUWABARA 1936, TARDENT 1966) beobachtet worden und fallen taxonomisch nicht ins Gewicht.

Eine gute Übereinstimmung ergab sich zwischen *H. circumcincta* und unserem Material vor allem bezüglich der Form und Struktur der Eihülle. Diese ist abgeplattet und zeigt an ihrer Aussenseite kurze geknöpfte Zapfen. Wie von SCHULZE beschrieben, werden die abgeplatteten Eier vom Polypen an der Unterlage festgeklebt (vergl. SCHULZE 1917, Fig. 18 und 19). Nirgends in der Literatur sind Angaben über die sonderbare axiale Lage der Oocyten und Eier zu finden. SCHULZE (1917, p. 96) schreibt nur: „...Eier mehr im basalen (Teil des Körpers)". Es wird jedoch nicht erwähnt, ob die Eier innerhalb oder sogar unterhalb der Knospungszone entstehen.

Mit Ausnahme einiger geringfügiger Abweichungen (Knospung, sexueller. Funktionszustand), die auf unterschiedliche physiologische Zustände zurückgeführt werden können, stimmen sämtliche bei unserem Material geprüften Taxa mit den für *H. circumcincta* gegebenen Beschreibungen überein. Eine fast ebenso gute Übereinstimmung herrscht aber auch zwischen den Artmerkmalen der beiden andern Arten.

Hydra stellata Schulze 1914

Eine von TOPPE (1908) als *Hydra attenuata* bezeichnete Art wurde später von SCHULZE (1914) als *H. stellata* Schulze 1914 beschrieben. (Der Artname bezieht sich auf die sternförmige Anordnung der kontrahierten Tentakel!) Die leider schlechte Abbildung von SCHULZE (1917) hat eine gewisse Ähnlichkeit mit der von uns in Abb. 1b, c wiedergegebenen kontrahierten Hydra.

Für *stellata* gibt SCHULZE eine Rumpflänge von 10 mm an. Die Tentakel sind ca. halb so lang wie der ausgestreckte Rumpf. Diese Angaben stimmen mit den bei unseren Zuchttieren festgestellten Masse überein. Zwischen den Nematocysten, besonders den holotrichen Streptolinen von *H. circumcincta* und *H. stellata* sind keine wesentlichen Unterschiede zu verzeichnen. Die Streptolinen beider Arten sind tonnenförmig. Die Aufwindungsart des Basalteils des Fadens in der ruhenden Kapsel ist, wie der Vergleich mit der Originalabbildung von TOPPE (1910, Abb. 117c) zeigt, ebenfalls identisch. Die in der Darstellung von EWER (1948, Fig. 3 G und H) auftretenden Unterschiede bezüglich Form und Grösse zwischen den Streptolinen der beiden Arten sind, wie man sich überzeugen kann, auf das mehrmalige Umzeichnen zurückzuführen. Was die Nematocyten anbelangt, liegt kein Grund vor, die Art *stellata* aufrecht zu erhalten. Dies umso mehr als die Gonaden von *H. stellata* nie beschrieben wurden.

Hydra ovata Boecker 1920

Die auf BOECKER (1920) zurückgehende Beschreibung von *H. ovata* stützt sich auf einen einmaligen Fund bei Berlin. Wie *H. circumcincta* hielten sich diese Polypen auch vorzugsweise im Schlamm auf. Als Rumpflänge werden 4—5 mm angegeben. Die Beschreibung der Gestalt der Polypen stimmt ebenfalls mit derjenigen von *H. circumcincta* überein.

Die von BOECKER gemachten Angaben über Grösse und B/L-Index der Nematocyten liegen alle in dem von uns für *H. circumcincta* ermittelten Streuungsbereich. Besonders wird auf die rundliche Form der holotrichen Streptolinen hingewiesen (BOECKER 1920), die mit derjenigen von *H. circumcincta* gut übereinstimmt. Die Tatsache, dass BOECKER nur je eine Knospe je Individuum feststellen konnte mag auf unzureichende Ernährungsbedingungen zurückzuführen sein. Auch in diesem Fall liegen keine Beschreibungen der Gonaden vor.

Unsere Beobachtungen an dem uns zur Verfügung stehenden Material und ihr Vergleich mit den in der taxonomischen Literatur verfügbaren Angaben berechtigen uns zu folgenden Schlüssen:

1. Die von uns gesammelte und gezüchtete Hydra ist identisch mit der von SCHULZE (1914) erstmals beschriebenen *Hydra circumcincta*. Die wichtigsten über diese Art in der Literatur beschriebenen taxonomischen Merkmale stimmen mit den an unserem Material gemachten Beobachtungen gut überein.

2. Da auch Übereinstimmung mit den für *Hydra stellata* Schulze 1914 und *Hydra ovata* Boecker 1920 gegebenen Artmerkmalen herrscht, besteht keine Veranlassung, diese beiden Arten aufrecht zu erhalten, umso mehr, als hinsichtlich *H. stellata* schon von SCHULZE (1927) Bedenken geäussert wurden und die von BOECKER (1920) angeführten Unterscheidungsmerkmale für *H. ovata* nicht überzeugend sind.

3. Wir schlagen deshalb vor, die Artengruppe *circumcincta*, *stellata* und *ovata* zur gleichen Art gehörend zu betrachten, die den Artnamen *Hydra circumcincta* Schulze 1914 führen muss.

Zusammenfassung

1. Morphologie, Bau der Nematocyten, vegetative Vermehrung und Gametogenese von *Hydra circumcincta* Schulze 1914 werden beschrieben.

2. Die taxonomischen Merkmale der Artengruppe *H. circumcincta*, *H. ovata* und *H. stellata* werden miteinander verglichen. Da bezüglich dieser Merkmale, die am eigenen Untersuchungsmaterial überprüft werden konnten, eine weitgehende Übereinstimmung herrscht, wird vorgeschlagen, alle 3 zur gleichen Art gegehörend zu betrachten und die Art *Hydra circumcincta* Schulze 1914 zu bezeichnen.

Résumé

1. La morphologie, la structure des nématocystes, la reproduction asexuée ainsi que la gamétogénèse de *Hydra circumcincta* Schulze 1914 sont décrites.

2. Les critères taxonomiques du groupe comprenant les trois espèces *Hydra circumcincta*, *Hydra ovata* et *Hydra stellata* sont soumis à un examen comparatif. Les auteurs en tirent la conclusion que ces trois espèces — qui dans la littérature ne sont décrites que partiellement (Ewer 1948) — n'en font en réalité qu'une seule, qui doit porter le nom de *Hydra circumcincta* Schulze 1914.

Summary

1. The morphology, nematocyst structure, asexual reproduction as well as the gametogenesis of *Hydra circumcincta* Schulze 1914 are described.

2. Taxonomic criteria of the group of three species *Hydra circumcincta*, *H. ovata*. *H. stellata* are compared. A. A. concludes that these three species only partly described in the literature (Ewer, 1948) are really one and the same species which must be called *Hydra circumcincta* Schulze, 1914.

LITERATURVERZEICHNIS

Bacci, G. 1950. *Alcuni problemi dell'ermafroditismo negli Invertebrati.* Boll. di Zool. 17, suppl. 193—212.

Boecker, E. 1920. *Ueber eine neue Hydra-Art.* Zool. Anz. 51: 250—256.

Ewer, R. F. 1948. *A review of the Hydridae and two new species of Hydra from Natal.* Proc. Zool. Soc. London 118: 226—244.

KOROTNEFF, A. 1883. *Zur Kenntnis der Embryologie von Hydra.* Z. wiss. Zool. 38: 314—322.

LEHN, H. 1951. *Teilungsfolgen und Determination von I-Zellen für die Cnidenbildung bei Hydra.* Z.Naturf. 6b, 388—391.

LOOMIS, W. F. and H. M. LENHOFF. 1956. *Growth and sexual differentiation of Hydra in mass culture.* J. exp. Zool. 132: 555—573.

SCHULZE, P. 1914. *Bestimmungstabelle der deutschen Hydra-Arten.* Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde Berlin 9: 395—398.

— 1917. *Neue Beiträge zu einer Monographie der Gattung Hydra.* Arch. f. Biontol. 4: 39—119.

— 1927. *Zur Kenntnis der geographischen Verbreitung der Süsswasserpolypen.* Zool. Anz. 74: 129—140.

TARDENT, P. 1966. *Zur Sexualbiologie von Hydra attenuata Pall.* Rev. suisse Zool. 73: 357—381.

— 1968. *Experiments about sex determination in Hydra attenuata Pall.* Develop. Biol. 17:483-511.

TOPPE, O. 1908. *Ueber die Wirkungsweise der Nesselkapseln von Hydra.* Zool. Anz. 33: 798—805.

— 1910. *Bau und Funktion der Nesselzellen der Cnidarier.* Zool. Jahrb. Abt. Anat. 29: 191—280.

WEILL, R. 1934. *Contribution à l'étude des cnidaires et de leurs nématocytes.* Trav. Stat. Zool. Wiméreux 10/11: 1—700.

WERNER, B. 1965. *Die Nesselkapseln der Cnidaria mit besonderer Berücksichtigung der Hydroida. I. Die Klassifikation und die Bedeutung für die Systematik und Evolution.* Helgoländer wiss. Meeresuntersuch. 12: 1—39.

Tome 75, n° 50 — Décembre 1968

Untersuchungen über die Tendenz zur parthenogenetischen Fortpflanzung bei *Solenobia manni* Z. (*Lepidoptera, Psychidae*)

von

Hans MALICKY
Theresienfeld

Mit 1 Abbildung und 2 Tabellen.

Bei Untersuchungen über die Entstehung der Parthenogenese bei *Solenobia triquetrella* F.R. war SEILER (1959) aufgefallen, dass die vergleichsweise untersuchten ♀♀ von *Solenobia manni* ziemlich viele unbesamte Eier legen, in denen die Entwicklung häufig bis zum fertigen Räupchen geht. Da es sich bei *S. manni* nach den bisherigen Kenntnissen um eine Art mit rein bisexueller Fortpflanzung handelt, vermutete SEILER (l.c.), dass es auch parthenogenetische Populationen geben könnte. So bestand Anlass, nach solchen zu suchen.

MATERIAL UND METHODE

In der Zeit zwischen 2. und 11. April 1968 sammelte ich von möglichst vielen Populationen im niederösterreichischen Verbreitungsgebiet der Art besetzte Säcke, die ich einzeln in Phiolen aufbewahrte. Beim Sammeln ist darauf zu achten, dass man die Säcke in erster Linie von Felsen in Bodennähe abnimmt. Säcke, die an Baumstämmen in bis zu zwei Metern Höhe zu finden sind, ergeben fast ausnahmslos männliche Falter. Ähnliches berichtet SEILER (1961) über die bisexuellen *S. triquetrella* von Linz und Nürnberg. — Die von den unbegattet bleibenden ♀♀ gelegten Eier untersuchte ich Ende Mai, als bei allen Eiern mit der Erreichung des definitiven Entwicklungsstandes zu rechnen war, durch Sektion unter dem Binokular.

Ergebnisse

Die Ergebnisse der Zählungen sind in Tabelle 1 zusammengestellt, die in gleicher Weise aufgebaut ist wie die von Seiler (1959) p. 106 gebrachte Tabelle über seine Befunde an der bisexuellen Rasse von *Solenobia triquetrella*. Die Summen beider Tabellen sind in Tabelle 2 verglichen. Aus ihnen wie aus den hier nicht wiedergegebenen Detailzählungen lässt sich folgendes ableiten:

1. Eine parthenogenetische Population von *Solenobia manni* fand ich nicht, ebensowenig Individuen, bei denen Parthenogenese komplett ausgebildet ist. Bei den wenigen geschlüpften Räupchen habe ich eine Aufzucht nicht versucht.

2. Die Tendenz, unbesamte Eier zu legen, ist bei *S. manni* individuell sehr verschieden. Hingegen scheint sie nach dem vorliegenden Material bei allen Populationen im Durchschnitt ungefähr gleich zu sein. Signifikant abweichende Populationen habe ich nicht gefunden.

3. Die Tendenz zur Eiablage bei den unbegatteten ♀♀ von *S. manni* ist wesentlich stärker (etwa doppelt so hoch) als bei der bisexuellen Rasse von *S. triquetrella*.

4. Der Anteil der unbesamt abgelegten Eier, in denen eine Embryonalentwicklung über die ersten Ansätze hinausgelangt, ist bei *manni* etwa doppelt so hoch wie bei der bisexuellen *triquetrella*. Von den *manni*-Eiern, in denen die Entwicklung stärker einzetzt, gelangt sie bei etwa der Hälfte bis zur fertigen Raupe, bei *triquetrella* nur bei einem Zehntel. Es besteht deshalb die Hoffnung, dass auf künstlichem Wege eine parthenogenetische Linie zu bekommen wäre (vgl. Astaurov 1967).

5. Bei der Mehrzahl der von Seiler untersuchten *triquetrella*-Populationen überwiegt die Zahl der nicht legenden Individuen die der legenden. Bei *manni* konnte ich keine solche Population finden.

6. Der Anteil der Eier, in denen eine Entwicklung einsetzt, ist unabhängig von der Gelegegrösse.

7. Zwischen den früheren oder späteren Schlüpfdaten und der Tageszeit des Schlüpfens der ♀♀ einerseits und der Gelegegrösse sowie der Zahl der sich entwickelnden Eier andrerseits besteht keine erkennbare Beziehung.

Das Verhalten der *manni*-Weibchen

Die Hauptschlüpfzeit liegt bei *S. manni* in den frühen Morgenstunden. Das Schlüpfen scheint aber nicht so streng auf eine bestimmte Tageszeit beschränkt zu sein wie bei anderen Arten der Gattung, wie z. B. bei der bisexuellen *triquetrella*-Rasse: Etwa ein Drittel der *manni*-♀♀ schlüpfte nachmittags oder in der ersten

TABELLE 1

Klausurexperimente mit Freilandweibchen von *Solenobia manni.*

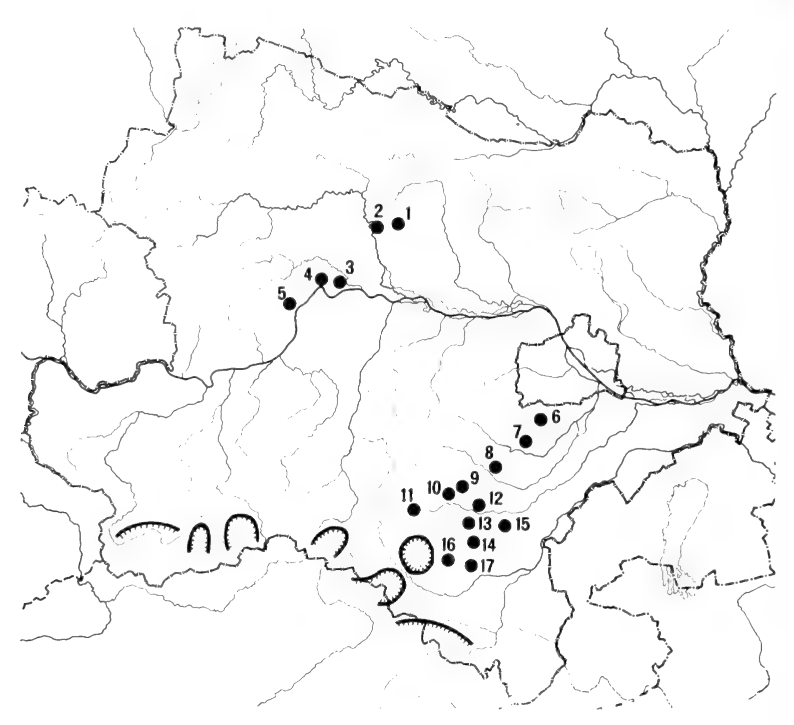
Herkunft	Zahl der Weibchen und ihrer unbesamt abgelegten Eier				Entwicklungsstadien und Zahl der Eier bzw. Embryonen				
	0 Eier	1—10 Eier	11—20 Eier	21 und mehr Eier	keine Entwicklung	bis Augenpigment	nicht fertige Räupchen	fertige Räupchen	geschlüpfte Räupchen
Stiefern im Kamptal	—	1	1	1	27	6	9	11	—
Dürnstein	1	10	2	2	82	20	15	15	1
Buchberg bei Spitz	1	1	3	1	94	6	2	27	1
Mödling	4	12	—	—	30	14	2	3	1
Rauhenstein bei Baden	—	3	—	1	24	2	11	14	—
Pottenstein	1	—	—	1	16	2	—	7	—
Muggendorf	1	4	—	4	101	9	2	6	1
Gutenstein	—	4	4	3	131	10	12	36	—
Oed	6	12	2	2	117	15	7	13	—
Mahlleiten bei Bad Fischau	8	22	3	6	278	55	26	66	7
Stollhof	—	1	—	—	1	—	—	1	—
Rohrbachgraben bei Puchberg	—	3	—	1	32	1	2	28	—

TABELLE 2

Vergleich der *Solenobia manni* mit der bisexuellen Rasse von *S. triquetrella.* Angaben über diese nach SEILER 1959: 106.

Art	Zahl der ♀♀	Zahl der Weibchen und ihrer unbesamt abgelegten Eier				Zahl der Eier	Entwicklungsstadien und Zahl der Eier bzw. Embryonen				
		0 Eier	1—10 Eier	11—20 Eier	21 und mehr Eier		keine Entwicklung	bis Augenpigment	nicht fertige Räupchen	fertige Räupchen	geschlüpfte Räupchen
manni n =	132	22	73	15	22	1399	933	140	88	227	11
% =		17	55	11	17		67	10	6	16	0,8
			n = 110 83%					n = 466 33%			
triquetrella n =	755	455	229	20	51	~4600	~4000	200	363	68	15
% =		60	30	3	7		87	4	8	1	0,3
			n = 300 40%					n = 646 13%			

Nachthälfte. Nach dem Schlüpfen streckt das ♀, auf dem Sack sitzend, die Legeröhre aus und erwartet so die ♂♂. Dieses Ausstrecken findet bevorzugt am frühen Vormittag statt, dauert aber in der Regel bis etwa 12 Uhr an (bei *triquetrella*



Ausmass der Vergletscherung in der Würmeiszeit (nach PENCK und BRÜCKNER 1909) und Verbreitung von *Solenobia manni* in Niederösterreich.

1. Manhartsberg (GALVAGNI und PREISSECKER 1914)
2. Stiefern
3. Stein (GALVAGNI und PREISSECKER 1914)
4. Dürnstein
5. Spitz
6. Mödling
7. Rauhenstein
8. Pottenstein
9. Steinwandgraben (SCHAWERDA 1908)
10. Muggendorf
11. Gutenstein
12. Oed
13. Grosse Klause (SCHAWERDA 1908)
14. Stollhof
15. Mahlleiten
16. Rohrbachgraben
17. Mahrersdorf

Orte ohne Literaturzitat betreffen eigene Funde.

nach SEILER 1959 bis etwa 9 Uhr). Ich habe aber nicht wenige *manni*-♀♀ zu beliebiger Tages- und Nachtzeit die Legeröhren strecken gesehen. Den tageszeitlichen Aktivitätsverlauf der ♂♂ habe ich nicht geprüft. Die Dauer des Ausstreckens der Legeröhre ist individuell verschieden, ebenso, an wie vielen Tagen hintereinander es wiederholt wird. Es schien mir, dass jene ♀♀, die nur sehr kurze Zeit die Legeröhren strecken (besonders jene, bei denen ich es überhaupt nicht bemerkt habe),

weniger Eier legen, und dass die anderen durchschnittlich umso mehr legen, je länger das Strecken andauert. Diese Beobachtung sollte aber an grösserem Material verifiziert werden. Die Ablage selbst erfolgt so wie bei den anderen Solenobien in den Sack. Bei meinen Klausurweibchen fand sich ein Teil der Eier auch in der Phiole ausserhalb des Sackes; nach SEILER (i.l.) kommt das auch bei *triquetrella* vor.

DISKUSSION

Die Erwartung, in Niederösterreich, wo *Solenobia manni* lokal nicht selten ist, parthenogenetische Populationen zu finden, hat sich nicht erfüllt. Es bliebe immerhin das restliche Verbreitungsgebiet zu untersuchen, das sich nach SPULER (1910) und nach mir vorliegenden oder mitgeteilten Belegstücken über Ungarn, Böhmen, Schlesien und Rumänien erstreckt.

Immerhin zeigen die untersuchten Populationen, obwohl sie sich nicht parthenogenetisch fortpflanzen, dass ihre Potenz zur Parthenogenese deutlich höher ist als bei der bisexuellen Rasse von *triquetrella:* doppelt soviele Individuen legen unbesamte Eier, in denen wieder doppelt so oft eine Entwicklung einsetzt, die zehnmal so oft bis zum fertigen Räupchen führt. Unter diesen Voraussetzungen ist es verwunderlich, dass gerade *triquetrella* zur Parthenogenese übergegangen ist und *manni* nicht. Bevor *manni* nicht in gleicher Intensität untersucht ist wie *triquetrella* (vgl. SEILER 1967, dort weitere Literatur), ist jeder Versuch einer Erklärung ein Wagnis. Es ist aber zu beachten, dass SEILER (1961) die Entstehung der Parthenogenese bei *triquetrella* im Zusammenhang mit der pleistozänen Vergletscherung sieht. Auf Nunatakkern überdauerte die bisexuelle Rasse die Würmvergletscherung. Bei Populationsverdünnung im Postglazial mögen aus ihr die parthenogenetischen Rassen entstanden sein. Dagegen liegen alle bekannten Fundorte von *S. manni* ausserhalb des ehemals vergletscherten Gebietes, wie es am Beispiel von Niederösterreich in der Kartenskizze zu sehen ist. Ohne stattgefundene Populationsverdünnung wäre dann auch kein Anlass zur Intensivierung ihrer Parthenogenese-Tendenz gegeben.

Herrn Professor Dr. J. Seiler (Zürich) danke ich für die Anregung zu dieser Arbeit und für die kritische Durchsicht des Manuskripts; den Herren Dipl. Ing. R. Pinker (Wien) und L. Sieder (Klagenfurt) für die Mitteilung von Fundorten.

LITERATUR

[A]STAUROV, B. L. 1967. *Advances in morphogenesis* 6: 200—253.

[G]ALVAGNI, E. und F. PREISSECKER. 1914. *Die lepidopterologischen Verhältnisse des niederösterreichischen Waldviertels.* 4. Teil. Jahresber. Wien. ent. Ver. 25: 60.

[P]ENCK, A. und E. BRÜCKNER. 1909. *Die Alpen im Eiszeitalter.* 3 vol. Leipzig.

SCHAWERDA, K. 1908. *Lepidopterologische Sammelergebnisse aus dem Piestingtale und von seinen Höhen.* Jahresber. Wien. ent. Ver. 18: 98.

SEILER, J. 1959 *Untersuchungen über die Entstehung der Parthenogenese bei Solenobia triquetrella F.R. (Lepidoptera, Psychidae).* I. Mitteilung. *Die Zytologie der bisexuellen S. triquetrella, ihr Verhalten und ihr Sexualverhältnis.* Chromosoma 10: 73—114.

— 1961. do. 3. Mitteilung. *Die geographische Verbreitung der drei Rassen von Solenobia triquetrella... in der Schweiz und in den angrenzenden Ländern und die Beziehungen zur Eiszeit...* Z. Vererbungslehre 92: 261—316.

— 1967. do. 7. *Versuch einer experimentellen Analyse der Genetik der Parthenogenese.* Molec. Gen. Genetics 99: 274—310.

SPULER, A. 1910. *Die Schmetterlinge Europas* 2: 187. Stuttgart.

Tome 75, nº 51 — Décembre 1968

Wandertrieb und populationsspezifische Sollzeit der Laichwanderung bei der Erdkröte, *Bufo bufo* (L.)

von

H. HEUSSER und **J. OTT**[1]
Aus dem Zoologischen Museum der Universität Zürich

Mit einer Textabbildung und 5 Tabellen

1. EINLEITUNG, MATERIAL UND METHODE

In den Frühjahren 1962—66 wurde die Laichwanderung der Erdkröte, *Bufo bufo* (L.), zu den benachbarten Kleinseen Waldweiher und Gattikerweiher, Thalwil, Zürich, beobachtet (Abb. 1). Im Gattikerweiher liegen die Laichplätze 1 und 2, im Waldweiher die Laichplätze 3 und 4. Auf den 3 als Standardstrecken angenommenen Strassenstücken 5, 8 und 17 wurde die Wanderfrequenz der Kröten an den einzelnen Abenden um 20 h durch Auszählen der Individuen pro Strecke ermittelt. Auf Grund von Markierungsversuchen ist bekannt, dass auf 5 nur zum Gattikerweiher ziehende Kröten wandern, auf 8 und 17 dagegen Kröten beider Weiher, wobei auf 8 die zu 1 und 2 ziehenden Kröten dominieren, auf 17 die zu 3 ziehenden. 16 ist ein Strassenstück am Waldweiher, auf dem erst seit 1965 Kröten wandern. Die 1965 auf 16 gesammelten Kröten erwiesen sich auf Grund ihrer Grössenfrequenzen als jungadulte Erstwandernde. Es handelt sich dabei höchstwahrscheinlich um eine Ablegerpopulation der 3er und 4er Kröten aus dem Jahr 1961, als der Waldweiher bis auf einen Resttümpel bei 16 leer war. Dieser Resttümpel dürfte als Ersatzlaichplatz gedient haben. Obschon sich die Einzugsgebiete der Laichplätze 1—4 im südöstlichen Waldgebiet stark überschneiden, sind die Populationen auf der Orientierungsebene gut getrennt, so dass sie auf Grund ihrer Laichplatzzugehörigkeit definiert werden können.

[1] Die Erhebung der Befunde und ihre Interpretation stammen von Heusser, die statistische Analyse von Ott.

Seit 1953 beobachtete ich, dass die Gattikerweiher-Kröten einige Tage vor den Waldweiher-Kröten laichen und seit 1955, dass auch die Wanderung dieser Kröten im Rahmen von etwa 5 Wanderabenden — bei starken Überschneidungen — vor der Wanderung der Waldweiher-Kröten stattfindet. Diese Zeitdifferenzen sind populationsspezifisch, nicht für den Ort und das Mikroklima charakteristisch: Auf

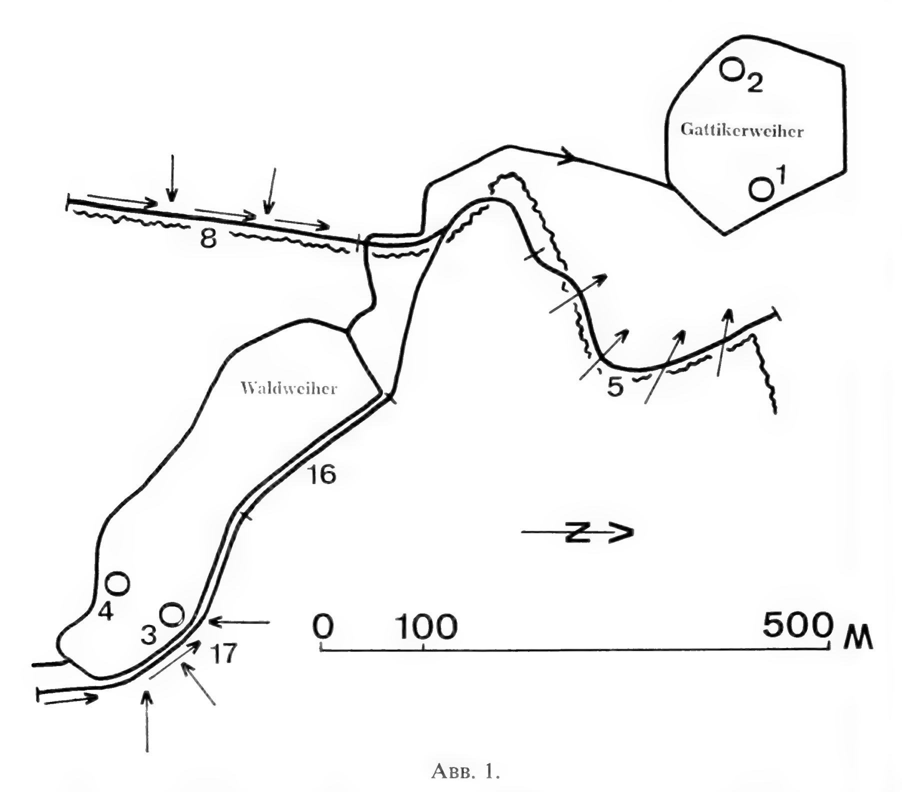


Abb. 1.

Das Beobachtungsgelände bei Thalwil. 1—4 = Laichplätze von *Bufo bufo* (Kreise). 5, 8, 16 und 17 = Strassenstücke, auf denen Kröten ausgezählt wurden („Standardstrecken"). Pfeile = Wanderrichtungen der Kröten. Wellenlinie = Waldrand; nordwestlich davon Mäh- und Rietwiesen.

17 erscheinen gleichzeitig wie auf 5 zunächst einige zum Gattikerweiher wandernde Kröten (Markierungsergebnisse), erst später die zu 3 im Waldweiher wandernden; auf 8 erscheinen die den Zug der zum Gattikerweiher wandernden Kröten senkrecht kreuzenden Waldweiherkröten gleichsinnig verspätet.

Mit der Standardstrecken-Methode liess sich ausserdem nachweisen, dass mit den Faktoren Regengrad und Temperatur noch ein weiterer, mit fortschreitender Wanderzeit zunehmend ins Gewicht fallender Faktor oder Faktorenkomplex in die die Wanderung auslösende Reizsumme eingeht, wodurch die Wanderung relativ temperatur- und regenunabhängig, dafür kalendergebunden

wird. Dieser Faktor ist wahrscheinlich endogen und wird hier als „Wandertrieb" bezeichnet. Seine relative Autonomie gegenüber Wetter und Klima tritt in meteorologischen Ausnahmejahren und beim Vergleich der Wanderzeiten benachbarter Populationen in Erscheinung und lässt den Schluss zu, dass die Wanderung der Erdkröte in eine populationsspezifisch angesetzte Sollzeit fällt.

Diese Befunde sind in HEUSSER (1968) ausführlich dargestellt und werden hier statistisch analysiert und anschliessend mit den Beobachtungen an andern Populationen verglichen und interpretiert.

2. STATISTISCHE AUSWERTUNG

Für die folgenden Berechnungen stand mir der Elektronenrechner der Universität Zürich (IBM 360/40) zur Verfügung, wofür ich Herrn Prof. Burla herzlich danken möchte.

Zwei Fragen sind hier zu beantworten: 1. Wie gross ist der Einfluss von jedem der 3 Faktoren Temperatur, Regen und Wandertrieb auf die Wandertätigkeit der Kröten ? und 2. Mit welcher Sicherheit lässt sich von zwei Populationen sagen, sie wanderten zu verschiedener Zeit ?

Der Zeitpunkt, an dem eine Kröte wandert, lässt sich darstellen durch die Anzahl Tage, die seit einem bestimmten Tag verstrichen sind. Als Tag Null, von dem aus gezählt wird, nahm ich den 31. Januar an. Jeder Kröte lässt sich so eine Zahl (x) zuordnen, die angibt, wieviele Tage nach dem 31. Jan. das betreffende Tier gewandert ist. Eine ganze Population ist dann durch das arithmetische Mittel ($\bar{x}$) dieser zeitlichen Distanzen charakterisierbar und die Varianz (s^2) gibt an, wie stark die Einzeldaten vom Mittelwert abweichen. — Die Häufigkeitsverteilungen sehen Binomialverteilungen ähnlich, oft mit rechtseitiger Asymmetrie.

2.1 EINFLUSS DER EINZELNEN FAKTOREN

Regressionsanalysen lassen sich am einfachsten ausführen (vgl. LINDER 1964: 148 und 185), wenn zwischen der abhängigen und den unabhängigen Variablen lineare Beziehungen bestehen. Weil hier die Anzahl der wandernden Kröten zuerst mit der Zeit zu-, dann aber wieder abnimmt, lässt sich nur der aufsteigende Teil der Häufigkeitsverteilung verwenden. Da mir schien, der Anstieg sei bis kurz vor dem Maximum exponentiell, habe ich die Krötenanzahlen logarithmiert (WEBER 1961: 44). Eine weitere Transformation war nötig für die Regengrade; diese Variable nimmt nur vier Werte an: 1, 2, 3 und 4. Nach WEBER (1961: 235) verwendet man in solchen Fällen die Quadratwurzel aus den Beobachtungswerten; dadurch wird eine Poisson- einer Normalverteilung angenähert (PFANZAGL 1966: 45).

Als Musterbeispiel wählte ich Population 5 und 8 von 1963. Hier liegen Beobachtungen vor von x = 45 (45. Tag nach dem 31. Jan., d.h. 17. März) bis x = 74; das Maximum liegt bei 67. Im Ansatz

$$K = a + b_1x + b_2T + b_3R$$

bedeutet K = Anzahl Kröten (transformiert), x = Anzahl Tage nach dem 31. Jan., T = Temperatur, R = Regengrad (transformiert) und b_i = multiple Regressionskoeffizienten.

Im Verlaufe der Berechnungen zeigte sich, dass die Korrelation zwischen der Anzahl der wandernden Kröten und den 3 auslösenden Faktoren sich mit der Zahl der berücksichtigten Tage ändert. Daraus ergibt sich, dass trotz den Transformationen keine lineare Beziehungen bestehen zwischen den Variablen. Ich habe daher vorerst einige Spearman'sche Rang-Korrelationskoeffizienten berechnet (SIEGEL 1956: 202). Aus Tab. 1 sieht man, dass mit zunehmender Zeit die Korrelation von K mit x und T zunimmt, diejenige zwischen K und R aber abnimmt. Der Einfluss von Zeit und Temperatur auf die Wandertätigkeit der Kröten nimmt zu, derjenige des Regens ab (der Wandertrieb werde durch die Zeit repräsentiert). Entsprechend sind auch die Regressionskoeffizienten verschieden (Tab. 2).

TAB. 1

Spearmansche Rang-Korrelationskoeffizienten für die Abhängigkeit zwischen Krötenzahlen und Zeit (x), Temperatur (T) und Regen (R). Pop. 5 und 8 im Jahr 1963.

n	Population 5			Population 8		
	x	T	R	x	T	R
11 (45.—57. Tag)	0.66 *	0.32 O	0.60 *	0.44 O	0.43 O	0.73 **
20 (45.—67. Tag)	0.62 **	0.54 **	0.16 O	0.54 **	0.52 *	0.31 O

n = Anzahl Beobachtungstage (es wurde nicht an jedem Tag beobachtet)
o Korrelation nicht gesichert ($p > 0.05$)
* Korrelation schwach gesichert ($0.05 \geq p > 0.01$)
** Korrelation stark gesichert ($0.01 \geq p$)
p = Irrtumswahrscheinlichkeit

2.2 UNTERSCHIEDE IN DER WANDERZEIT ZWISCHEN DEN POPULATIONEN

In Tab. 3 sind die Mittelwerte von x für jede Population angegeben. Ich habe nun pro Jahr alle Populationen paarweise miteinander verglichen. Tage, an denen die Beobachtung von einer Population fehlt, wurden jeweils nicht berücksichtigt.

TAB. 2

Multiple lineare Regressionskoeffizienten in der Gleichung $K = a + b_1x + b_2T + b_3R$ *(K und R transformiert).*

n	Pop.	a	b_1	b_2	b_3
11	5	—4.248	0.068 **	0.038 o	0.727 **
	8	—3.759	0.051 *	0.041 o	0.980 **
20	5	—4.610	0.070 ***	0.176 ***	0.257 o
	8	—3.989	0.053 ***	0.154 ***	0.546 *

o nicht sicher von Null verschieden ($p > 0.05$)
* schwach gesichert von Null verschieden ($0.05 \geq p > 0.01$)
** stark gesichert von Null verschieden ($0.01 \geq p > 0.001$)
*** sehr stark gesichert von Null verschieden ($0.001 \geq p$)

TAB. 3

Mittlere Wanderzeiten der Krötenpopulationen.

Jahr	Pop.	$\bar{x}$	D	m	n
1962	5	61.27	2. April	0.42	126
1963	5	66.08	7. April	0.20	445
	8	63.85	5. April	0.41	203
	8_{WW}	66.70	8. April	0.39	20
	17	70.74	12. April	0.32	178
1964	5	59.43	30. März	0.24	438
	8	56.80	28. März	0.30	228
	17	62.11	2. April	0.34	150
1965	5	52.85	25. März	0.35	111
	8	53.19	25. März	0.45	75
	16	58.51	31. März	0.13	159
	17	59.86	1. April	0.22	173
1966	5	46.80	19. März	1.31	144
	8	43.51	16. März	3.08	35
	16	63.97	5. April	0.12	60
	17	61.22	2. April	1.01	59

$\bar{x}$ = arithmetisches Mittel der x-Werte (Anzahl Tage nach dem 31. Jan.)
D = entsprechendes Datum
m = mittlerer Fehler von $\bar{x}$ (standard error)
n = Anzahl gezählte Kröten.

Da die zu vergleichenden Häufigkeitsverteilungen hie und da zu asymmetrisch sind und vor allem die Varianzen oft stark voneinander abweichen, habe ich für den Vergleich je zweier Mittelwerte an Stelle des t-Tests den nichtparametrischen Wilcoxon-Test angewendet (in der englischen Literatur Mann-Whitney U test; SIEGEL 1956: 116). Die Ergebnisse sind in Tab. 4 zusammengefasst.

TAB. 4

Vergleich des Wanderdatums der Krötenpopulationen pro Jahr.

Jahr	1. Pop.	$\bar{x}$	s^2	n	2. Pop.	$\bar{x}$	s^2	n	n_B	p
1963	5	65.57	18.10	385	8	63.85	33.37	203	23	**
	5	65.20	16.16	366	8_{WW}	66.70	3.07	20	20	o
	5	65.20	17.85	305	17	70.59	18.18	172	14	***
	8	63.25	30.38	190	8_{WW}	66.70	3.07	20	20	**
	8	63.26	31.79	164	17	70.59	18.18	172	14	***
	8_{WW}	66.28	3.35	15	17	68.12	22.94	87	11	***
1964	5	58.72	24.40	372	8	56.80	20.59	228	19	***
	5	59.50	24.56	435	17	62.11	17.58	150	20	***
	8	56.80	20.59	228	17	61.62	20.06	122	18	***
1965	5	52.85	13.37	111	8	53.19	15.26	75	15	o
	5	52.85	13.37	111	16	58.51	2.67	159	15	***
	5	52.85	13.37	111	17	59.86	8.42	173	15	***
	8	53.19	15.26	75	16	58.51	2.67	159	15	***
	8	53.19	15.26	75	17	59.86	8.42	173	15	***
	16	58.51	2.67	159	17	59.86	8.42	173	15	***
1966	5	36.51	246.25	51	8	43.51	330.96	35	4	o
	5	40.98	305.95	57	16	63.97	0.85	60	5	***
	5	36.51	246.25	51	17	61.22	60.14	59	4	***
	8	44.82	320.97	33	16	63.00	—	26	3	***
	8	43.51	330.96	35	17	61.22	60.14	59	4	***
	16	63.00	—	26	17	61.22	60.14	59	3	o

$\bar{x}$ = arithmetisches Mittel der x-Werte (Anzahl Tage nach dem 31. Jan.)
s^2 = Varianz
n = Anzahl Kröten
n_B = Anzahl Beobachtungstage
p = Irrtumswahrscheinlichkeit im Wilcoxontest, mit der die Nullhypothese ($\bar{x}_1 = \bar{x}_2$) abgelehnt werden kan
(Symbole wie in Tab. 2).

3. INTERPRETATION DER ERGEBNISSE

Aus den Tabellen 1 (Kolonne x) und 2 (Kolonne b_1) ist ersichtlich, dass di Anzahl Kröten auf den Standardstrecken 5 und 8 im Jahr 1963 mit fortschreiten der Wanderzeit zunimmt. Diese Zunahme entspricht einer erhöhten Wanderbereitschaft an späten Wanderabenden gegenüber frühen Abenden bei gleiche

Temperatur- und Regenverhältnissen. Dass diese Zunahme nicht auf triviale äussere Ursachen wie Bodenvereisung, Anwanderung in Form einer Welle, frühere „Anziehung" durch den einen Laichplatz u.s.w., zurückzuführen ist, wird in HEUSSER (1968) erörtert. Fasst man die Zeitabhängigkeit als Ausdruck eines sich verstärkenden Wandertriebes auf, so bedeutet das nach Tab. 1 und 2, dass dieser hypothetische endogene Reizsummand gegebenenfalls stärker ins Gewicht fällt als die übrigen bekannten, die Wanderung auslösenden Faktoren Temperatur und Regen. Im Freien entspricht dem die Beobachtung, dass z.B. am 18. 3. 63 bei 8° C und Regen auf 5 nur 3 Kröten wanderten, am 8. 4. 63 bei 9° C und trockenem Wetter aber 110. — In frühwarmen Jahren (1957, 1961, 1966) wandern die Kröten zwar früher als in Durchschnittsjahren (vgl. KLEINSTEUBER, 1964), bezogen auf die meteorologische Möglichkeit des Wanderns aber bis 1 Monat „zu spät". Diese Erscheinung lässt sich mit der Hypothese erklären, die Wanderung der Erdkröte sei auf eine Sollzeit angesetzt, die sich gegenüber den Wetterbedingungen teilweise durchsetzen kann.

Nach Tab. 3 wandern die Kröten auf den Standardstrecken 5, 8 und 17 zu verschiedenen mittleren Zeiten. Auf 5, wo ausschliesslich Gattikerweiher-Kröten (GW) wandern und auf 8, wo vorwiegend GW-Kröten wandern, fällt die mittlere Wanderzeit in allen Jahren auf ein früheres Datum als auf 17, wo vorwiegend Waldweiher (WW)-Kröten wandern. Auf 8 wurden 1963 die zum WW ziehenden Kröten auf Grund ihrer Blickrichtung getrennt ausgezählt (8_{WW}). Am gleichen Ort wandern diese WW-Kröten später als die GW-Kröten. Dass auf 17 jeweils eine zahlenmässig kleine Spitze von durch Markierungen erwiesenen GW-Kröten gleichzeitig mit dem Wanderbeginn auf 5 und 8 den WW-Kröten auf 17 zeitlich vorauseilt, ist in HEUSSER (1968) dargestellt.

Tab. 4 ist zu entnehmen, dass die mittlere Wanderzeit der GW-Kröten auf 5 und 8 in allen Jahren sehr stark gesichert von der mittleren Wanderzeit der WW-Kröten auf 17 abweicht (17 immer später als 5 und 8). Die Wanderzeiten der vorwiegend zur gleichen Population (GW) gehörenden Kröten auf 5 und 8 weichen in Tagen weniger voneinander ab (Tab. 3); in zwei Jahren ist der Unterschied gesichert, in zwei nicht. Am gleichen Ort (8) wandern die GW-Kröten signifikant früher als die WW-Kröten (8_{WW}, 1963). Die erst ab 1965 wandernde Generation auf 16 hat ihre Wanderzeit signifikant später angesetzt als die GW-Kröten auf 5 und 8 aber signifikant früher als die WW-Kröten auf 17 (1966 ist der Unterschied nicht signifikant).

Die statistische Analyse bestätigt, dass die Waldweiher-Kröten in den sich überschneidenden Einzugsgebieten später wandern als die Gattikerweiher-Kröten und lässt den Schluss zu, dass die Sollzeit der Wanderung populationsspezifisch angesetzt ist.

4. BEOBACHTUNGEN AN ANDERN POPULATIONEN

Seit 1953 notierte ich in verschiedenen Jahren die Laichzeiten von 9 Erdkrötenpopulationen an 8 verschiedenen Orten im Prätigau und im Churer Rheintal, Graubünden (Tab. 5, wo auch die Laichzeiten der Thalwiler-Populationen aufgeführt sind).

Die Kröten des 1668 m.ü.M. gelegenen Stelsersees (I; die römischen Ziffern beziehen sich auf Biotopbeschreibungen in HEUSSER, 1961, a, b) laichen nach der Schneeschmelze im Mai, ebenso die Kröten in Klosters (1200 m.ü.M.). — Biotop V liegt 644 m.ü.M. in einem sehr kühlen, weil den ganzen Winter sonnenlosen Mikroklima am Nordfuss des Landquartberges. Eis und Schnee tauen erst im April; die Kröten laichen hier Mitte—Ende April.

Im Rheintal gibt es in einem Bereich von 20 km² (4×5 km) und Höhenunterschieden von max. 45 m (515—560 m.ü.M.) bei 6 Populationen Unterschiede in der Laichzeit von 2 Monaten (Mitte März—2. Maihälfte). Die Population Dunggeläuli wandert schon Mitte März zu ihrem von einer 8½° C warmen Quelle gespiesenen Laichplatz am Südfuss des Fadärasteins — dem ersten eisfreien Biotop des Gebietes. Die Verspätungen in den Jahren 1955 und 1958 sind direkt auf die Schneelage im Einzugsgebiet der Population zurückzuführen. — Die Populationen Ganda (XII) sowie der Aufschlemmanlagen am Rhein bei Maienfeld (XIII) und Landquart (XVI) — alle in offenem Gelände mit Zuflüssen aus der Landquart oder dem Rhein — laichten Ende März/Anfang April wie die Thalwiler Kröten. — Die Kröten der Kiesgruben XVII und XVIII, Zizers, 4—5 km südlich von XVI, ebenfalls am Rhein gelegen, haben ihre Laichzeit durchschnittlich 1—1½ Monate später als XII, XIII und XVI und rund 2 Monate später als XI angesetzt, obschon diese Tümpel in denkbar ähnlichem Mikroklima liegen wie jene. Diese Kiesgruben haben keinen Bach als Zufluss sondern enthalten Grundwassertümpel, die unterirdisch mit dem Rhein kommunizieren. Im März und Anfang April hat der Rhein einen niederen Wasserstand; die Gruben liegen dann noch trocken und füllen sich erst, wenn Ende April und im Mai der Rhein wegen der Schneeschmelze in den Alpen steigt. In Normaljahren können also hier die Kröten im März noch nicht laichen. Sie haben ihre Laichzeit gleichzeitig wie die Kröten in Bergseen (I und Klosters) und sind von den gleichen Klimafaktoren abhängig wie jene (Schneeschmelze in den Alpen), ohne dass diese Klimafaktoren auf die Kröten direkt einwirken würden.

Diese Kiesgrubenkröten haben ausserdem eine atypisch langgezogene Laichzeit von 1—2 Monaten. Wären diese ♀♀ wie die ♀♀ der übrigen Populationen im Rheintal sowie in Thalwil schon Ende März/Anfang April ovulationsbereit, wobei die Disposition zur Ovulation 3 Wochen nach der Laichwanderung bei allen ♀♀ erlischt (HEUSSER, 1963), könnten sie 1. im Mai nicht mehr laichen

Tab. 5

Laichzeiten am Gattikerweiher Laichplatz 1, Waldweiher Laichplatz 3 sowie an 8 Prätigauer und Rheintaler Laichplätzen.

Ort	Jahr	März			April			Mai		
Gattikerweiher	1950			xx–						
Laichplatz 1	1951			–	xx–					
	1952			xx	—					
	1953			xx	xx					
	1954			xxx						
	1955				xxx					
	1956				xxx					
	1957		x	xx						
	1958				x					
	1959			–xx						
	1962				xx	xxx				
	1963					xxx				
	1964				x	xx				
	1965			x	xx					
	1966				xxx					
Waldweiher	1954				–xx					
Laichplatz 3	1955				xx	x				
	1957			xxx						
	1963					xxx				
	1964					xxx				
	1965				xxx					
	1966				xx	x				
Stelsersee I	1953							–x–		
1668 m.ü.M.	1954									xxx
Klosters										
1200 m.ü.M.	1954							x		
Schiers V	1954					xx	x			
640 m.ü.M.	1955					–x–	x			
	1956						xxx	x		
Dunggeläuli XI	1954		xx							
560 m.ü.M.	1955			x						
	1957		xxx							
	1958			x	x					
	1959		x							
Ganda XII	1959		xxx							
550 m.ü.M.	1959			x						
Maienfeld XIII										
515 m.ü.M.	1963			–x–						
Landquart XVI	1954			xxx						
520 m.ü.M.	1955			–x–						
	1957		x							
Zizers XVII, XVIII	1954								–x	
535 m.ü.M.	1955							–x		
	1956						–x–	–	xx	
	1957				x	x–x	—	—x	xxx	–x
	1958							x		
	1964					x				

x = beobachtete Laichablage während des Kontrollgangs
– = geschätzte Dauer der Laichzeit auf Grund des gefundenen Laiches und anderer Indizien.

und 2. nicht dieses zeitlich weit streuende Verteilungsmuster der Laichablage produzieren. Die Disposition zur Laichablage ist bei diesen ♀♀ also auf ein durchschnittlich späteres Datum adaptiert und streut bei den einzelnen ♀♀ in Abweichung vom typischen „explosive breeder"-Verhalten der Erdkröte zeitlich stark.

Dieser Fall demonstriert ebenfalls, dass das zeitliche Muster der Fortpflanzungsbereitschaft populationsspezifisch und unabhängig von den auf die Kröten direkt einwirkenden Klimafaktoren entsteht.

5. DISKUSSION UND HYPOTHESEN

5.1 Hypothese einer populationsspezifischen Sollzeit

Dass benachbarte *Bufo bufo* Populationen verschiedene Laichzeiten haben können, erwähnen auch Smith (1954, p. 101, 129), Moore (1954) und Frazer (1953, 1966). Dasselbe lässt sich bei *Rana temporaria* beobachten, hat dort aber möglicherweise andere Ursachen (Savage, 1961). In einem der von Frazer (1966) festgestellten Fälle wandern die Kröten zu 2 nur knapp 200 m voneinander entfernten Laichplätzen mit einer Zeitdifferenz von 1—2 Wochen. Die später aufgesuchten Weiher sind jeweils solche mit kaltem Wasser; die Anwanderung zu beiden Weihern findet aber im gleichen Mikroklima statt.

Schon Spallanzani (1784, zit. nach Parkes, 1960, p. 19) stellte auf Grund der Beobachtung, dass sich die Arten in Italien früher als auf der Alpennordseite, in der Ebene früher als im Gebirge fortpflanzen, bei Amphibien Beziehungen zwischen Klima und Laichzeit fest, die er auf die Temperaturabhängigkeit ihrer Funktionen zurückführte. Diese vielfach wiederholte Feststellung (Cei, 1943; Aebli, 1966), welche die Klimaabhängigkeit der Laichzeit demonstrieren soll, stimmt zwar in der allgemeinen Tendenz, macht aber die Wander- und Laichzeiten in manchen konkreten Fällen nicht verständlich. Das lässt vermuten, dass die Interpretation von einem biologisch nicht relevanten Gesichtspunkt aus erfolgt. Die Zeitunterschiede, die zwischen Süden und Norden, Tiefland und Alpen angegeben werden, kann man auch auf so kleinem Raum finden, dass das Klima als Ursache der Differenz nicht in Frage kommt. — Umgekehrt weisen Boulenger (1912), Rostand (1947, p. 77), Moore (1954), Frazer (1966) und unausgesprochen schon Fischer (1900) auf die Zeitgebundenheit und relative Temperatur-Unabhängigkeit der Erdkrötenwanderung hin.

Sowohl die sich gegenüber dem Wetter teilweise durchsetzende Sollzeit innerhalb einer Population als auch die klimaunabhängigen Zeitdifferenzen zwischen den Populationen weisen auf die Wirksamkeit einer physiologischen Uhr hin.

Bei Amphibien eine physiologische Uhr (BÜNNING, 1958) anzunehmen, bringt das Problem mit sich, wie die Temperaturwirkung, die nach der van 't HOFFschen RGT-Regel bei einer Temperaturerhöhung um 10° C eine Reaktionsbeschleunigung um das 2—3 fache mit sich bringt, kompensiert werden kann (SAVAGE, 1961). Das ist aber kein spezifisches Problem für die Erklärung des Amphibienverhaltens, sondern stellt sich allgemein bei den Poikilothermen, die nicht wie die Bienen im Stock heizen können (v. FRISCH, 1965, p. 77). Kälte muss die Reaktionen nicht unmittelbar verlangsamen, sondern kann bei *Rana sylvatica* vorerst zu erhöhter Aktivität alarmieren (JOHANSEN, 1962). Es scheint gerade eine Hauptfunktion der physiologischen Uhr zu sein, die Poikilothermen in bestimmten Funktionskreisen relativ temperatur-unabhängig zu machen. Bei der Erdkröte und andern Frühlaichern ist eine kalendergebundene Sollzeit notwendig, damit die Aktivität nicht zur Unzeit reflexartig auf vorübergehende Temperaturanstiege anspringt; eine durchgehende Temperaturabhängigkeit vom November bis im Februar wäre deletär.

Für das Vorkommen temperatur-unabhängiger Zyklen bei Amphibien gibt es Hinweise: EWERT (1965) fand, dass der Jahresrhythmus bei der Erdkröte im Labor weiterschwingt; die Kröten sind im Winter bei Labortemperaturen passiv und schwer ans Futter zu bringen. Der Daumenschwielenzyklus persistiert beim Kröten ♂ im Labor mit kleinen ernährungsbedingten Abweichungen (PONSE, 1924). ROSTAND (1947, p. 76) beobachtete, dass bei konstanter Temperatur in einem Erdgefäss überwinterte Kröten im März hervorkommen und paarungsaktiv werden, was für unsere Frage einem kritischen Versuch gleichkommt. NAGEL (1935) nimmt an, dass Wanderung und Kopulation auch bei *Rana temporaria* einem autonomen Zyklus unterworfen sind und WITSCHI (1924) fand in einem Akklimatisationsversuch, dass der typische Spermatogenesezyklus bei der differenzierten (alpinen) Rasse von *Rana temporaria* im Labor im Tiefland erhalten bleibt. Auch das Paarungsverhalten der im Herbst ins Tiefland verbrachten Davoserfrösche erwachte im folgenden Frühjahr einen Monat später als bei den Elsässer- und Berlinerfröschen. Die von FERGUSON (1966) für verschiedene Anurenarten nachgewiesene Sonnenkompassorientierung setzt ebenfalls eine temperaturresistente innere Uhr voraus. — Die Frage nach dem Zeitgeber bleibt bei der Erdkröte — die vergraben überwintert — offen: die mit Lichtsinnesorganen registrierte Tageslänge fällt wohl ausser Betracht.

5.2 HYPOTHESE EINER ZEITPRÄGUNG

Eine Frage, die sich beim Vorhandensein einer inneren Uhr stellt, ist die, nach welchen Kriterien der „Wecker“ eingestellt werde. Ein Vergleich der äusseren Situation bei Populationen mit verschiedenen Laichzeiten könnte einen Hinweis geben.

Beim Vergleich der Laichzeiten der Thalwiler- und Bündner-Populationen fällt auf: Die Laichzeit ist populationsweise festgesetzt (wobei die Population durch die Laichplatzzugehörigkeit der Individuen definiert ist). Die zeitliche Staffelung der verglichenen Populationen bleibt in meteorologischen Ausnahmejahren erhalten (Tab. 5). Allen Populationen gemeinsam ist die Tendenz, möglichst früh im Jahr zu laichen. Dieses „möglichst früh" bezieht sich aber weder auf die tatsächlich herrschenden Temperaturverhältnisse der einzelnen Jahre (frühwarme Jahre 1957, 1961, 1966), noch auf die aktuelle Eignung des Laichplatzes, indem etwa vom Laichgewässer Weckreize ausgingen, denn die Kröten behalten ihre populationstypische Wanderzeit bei, wenn sie zu ausgetrockneten Laichplätzen wandern (beobachtet bei XII, XVI, XVII und XVIII, vgl. HEUSSER, 1960). Am besten lässt sich die Sollzeit der Wanderung charakterisieren als Zeitpunkt der durchschnittlich frühesten Eignung des Laichplatzes unter Bedingungen, die die Anwanderung zu diesem Platz gestatten.

Dieser Regel entspricht bei stabilen Gewässern mit Schmelzwasserzufluss in meteorologischen Durchschnittsjahren eine gute zeitliche Übereinstimmung zwischen dem Auftauen des Bodens, dem Auftauen des Gewässers und der unmittelbar anschliessenden Wanderung. Die relativ witterungsunabhängige Sollzeit gelangt nur in besonders früh- resp. spätwarmen Jahren zur Beobachtung sowie in Fällen, da die Möglichkeit zu wandern mit der Eignung des Laichplatzes um Wochen differiert. Die Kröten verhalten sich dann so, als ob sie wüssten, wann sie in einem Weiher durchschnittlich laichen können. Weil dieser Zeitpunkt normalerweise durch das Klima gegeben ist, stimmt die Regel von SPALLANZANI häufig. Das Klima ist aber nicht unmittelbare Ursache, denn der Effekt eines kalten Klimas kann auch durch Biotopeigenschaften des Laichplatzes wie späte Bewässerung, oder kaltes Wasser in relativ warmem Mikroklima entstehen. METTER (1961) sah, dass *Bufo boreas* in der Umgebung von Washington dann laicht, wenn das Hochwasser des Flusses, der alle Gelege wegschwemmen würde, vorbei ist. Das hat zur Folge, dass die Kröten im warmen Tal 2 Monate später laichen, als die in den höheren, kühleren, nur 10 km davon entfernten Prärietümpeln. Auch hier ist die Laichzeit der durchschnittlichen Eignungszeit des Biotops für die Nachkommen angepasst, nicht der Temperatur. Die Abstimmung der Wanderbereitschaft auf die Eignung des Laichplatzes ist so fein, dass die Waldweiherkröten am gleichen Ort etwas später zum durchschnittlich später auftauenden Waldweiher wandern als die Gattikerweiherkröten zum früher eisfreien Gattikerweiher. Die Laichzeit scheint also auf einen empirisch gewonnenen (weil adäquaten) Sollwert eingestellt zu sein, der der durchschnittlichen Eignungszeit von Laichplatz und Umgebung entspricht und der sich gegenüber den in den einzelnen Jahren herrschenden aktuellen Verhältnissen teilweise durchsetzt.

Wie kommt eine solche Sollzeit zustande? Das Verhalten wäre dann zu erwarten, wenn auf Grund einer Art von Zeitprägung die Geburtszeit einer Kröte

den Zeitpunkt ihrer Fortpflanzungsbereitschaft bestimmt: Populationen von stabilen Weihern sind explosive breeder, weil die Kröten immer schon laichen können und nach einigen Tagen Wasseraufenthalt auch müssen (HEUSSER, 1963), wenn sie den Laichplatz erreicht haben. Die zeitlich streuende Laichbereitschaft der ♀♀ bei XVII und XVIII käme dadurch zustande, dass die Kröten nicht jedes Jahr schon laichen können, wenn sie am Laichplatz erscheinen, und dass in diesen unstabilen Tümpeln der zuerst gelegte Laich oft austrocknet. Das einzelne ♀ kann im selben Jahr die Laichablage um etwa 2 Wochen vorverlegen oder um 3 Wochen hinauszögern. Werden solche Differenzen regelmässig einem Teil der Population durch den unstabilen Biotop aufgedrängt, so könnte bei einer Zeitprägung die Sollzeit der Nachkommen bereits im Rahmen von 5 Wochen über die ♀♀ der Population streuen, was unter Einbeziehung der individuellen Zeitspanne der Ovulationsbereitschaft schon eine potentielle Streuung von 7—8 Wochen pro Jahr ergibt.

Mit der Hypothese einer Zeitprägung erhält die Einstellung auf eine empirisch gewonnene Sollzeit den konkreten Sinn, dass die Laichzeiten der verflossenen 8—9 Jahre unter Ausschluss der letzten 4—5 Jahre die durchschnittliche Sollzeit in der Population bestimmen (die Kröten erscheinen im 4.—5. Jahr das erste Mal am Laichplatz; die Population am Laichplatz setzt sich grösstenteils aus 4—5 Jahrgängen zusammen). Nach dieser Annahme wäre z.B. die Sollzeit 1965 auf der Basis der tatsächlichen Laichzeiten der Jahre 1957—1961 angesetzt.

Das Erwachen der einzelnen Kröten wäre demzufolge nicht zufällig auf die Zeitspanne der ganzen Population verteilt, sondern spezifisch für jedes Tier und jeden Jahrgang. Folgende Beobachtung scheint diese Annahme zu stützen: Die Wiederfänge von Kröten, die 1962 in den ersten beiden Wandernächten über die Strasse 5 anwandernd markiert wurden, häuften sich in den beiden folgenden Jahren auf 5 ebenfalls zu Beginn der Wanderung. Von 45 Wiederfängen wurden 32 in der ersten Hälfte und 13 in der zweiten Hälfte der Wanderung gemacht. Falls diese Beobachtung valid ist, würde das bedeuten, dass es tatsächlich habituell „frühe“ und „späte“ Kröten in der Population gibt. — Die neue Population auf 16 hatte 1965, als sie das erste Mal wanderte, ihre Wanderzeit etwas früher angesetzt als Population 3, die über 17 wandert und von der sie wahrscheinlich abstammt. Die Hypothese einer Zeitprägung würde diese Differenz damit erklären, dass das Geburtsjahr der 16er Kröten (1961) ein frühwarmes Jahr war.

5.3 ANDERE HYPOTHESEN

Es gibt zwei andere Hypothesen, welche die relative Temperatur-Unabhängigkeit der Wander- und Laichzeit bei der Erdkröte und beim Grasfrosch berücksichtigen. FRAZER (1966) deutet die Tatsache, dass benachbarte Populationen verschiedene Laichzeiten haben können, gewissermassen komplementär zur Zeit-

prägung-Hypothese: Um zu erklären, dass die Kröten im gleichen Mikroklima zu kühleren Weihern später wandern als zu wärmeren, nimmt er ebenfalls eine Adaptation auf dem Populationsniveau an, interpretiert sie aber als eine durch Selektion im genetischen Sinn erworbene populationsspezifische Temperaturschwelle, indem die Kaltwasserpopulationen, die seit Generationen später laichen mussten (weil das kühle Wasser die Ovulation verzögere), eine höhere kritische Temperatur für die Laichwanderung entwickelt hätten und deshalb in Bezug auf die Eignung des Laichplatzes adäquat später wanderten. Dabei nimmt er an, dass die Kröten jeweils dann wandern, wenn die Temperatur in einem Jahr erstmals das kritische Mass überschreitet (was in frühwarmen Jahren gerade nicht der Fall ist) und setzt „später" mit „wärmer" gleich, was zwar im langjährigen Durchschnitt, im einzelnen Jahr aber nur selten für die in Frage stehende Zeitspanne zutrifft. Die kritischen Temperaturen, bei denen verschiedene Populationen wandern sollen, finden sich auch innerhalb der gleichen Population, wo die kritische Temperatur vom höchsten beobachteten Wert (13° C) mit fortschreitender Wanderzeit auf 4° C und darunter sinken kann. Eine genetische Isolation halte ich zwischen benachbarten Populationen, deren Warteräume sich wie in Thalwil überschneiden für unwahrscheinlich, weil die ♀♀ nachweislich manches fremde ♂ an den eigenen Laichplatz entführen. Gerade weil die Sollzeit bei Populationen, die auf der Orientierungsebene sehr gut, auf der genetischen aber nicht isoliert sind, verschieden angesetzt sein kann, halte ich die Fixierung einer Sollzeit durch eine Art von Prägung für wahrscheinlich.

Auf Grund seiner Beobachtungen am Grasfrosch *(Rana temporaria)*, bei dem sich der Zeitpunkt der Wanderung ebenfalls nicht auf die aktuellen Temperaturverhältnisse zurückführen lässt, ist SAVAGE (1961) der Ansicht, dass die Frösche durch ein äusseres Ereignis, nämlich spezifische Algengerüche im Laichgewässer, in ihren Winterquartieren geweckt werden. Durch einen solchen Geruchsreiz würde die Wanderung sowohl ausgelöst als auch gerichtet, durch einen andern Geruchsreiz die synchrone Laichablage der am Teich ankommenden Frösche ausgelöst.

Beim Vergleich mit der Erdkröte muss man berücksichtigen, dass die Laichablage bei diesen beiden Arten Vorgänge auf verschiedenen physiologischen Ebenen anzeigt. Bei der Erdkröte ist das Laichen unmittelbare Folge der hormonal gesteuerten Ovulation; beim Grasfrosch kann die Auslösung der Laichablage von der Ovulation zeitlich und ursächlich völlig getrennt sein und scheint sich vorwiegend auf der Verhaltensebene abzuspielen. Zur Annahme eines äusseren Reizes für die Auslösung der Wanderung sieht sich SAVAGE z.T. deshalb gezwungen, weil ihm eine so genaue Synchronisierung der hormonalen Bedingungen der unter verschiedenen Umständen überwinternden Fröschen wegen des poikilothermischen Effektes (RGT-Regel) unwahrscheinlich scheint. (vgl. WITSCHI, 1924). Für die Erdkröte lässt sich die Geruchshypothese für die Auslösung der

Wanderung deshalb nicht übernehmen, weil die Kröten mit unveränderter Wanderzeit auch zu aufgeschütteten Laichplätzen zurückkehren, was beweist, dass die Wanderung nicht durch Reize, die vom Gewässer ausgehen, ausgelöst und gerichtet wird.

Zusammenfassung

Die Laichwanderung der Erdkröte, *Bufo bufo*, zu zwei benachbarten Weihern wurde 1962—66 durch Auszählen der wandernden Individuen auf bestimmten Strassenstücken in bezug auf Temperatur-, Regen- und Zeitabhängigkeit der Individuenzahl untersucht.

Für jede Population wird das arithmetische Mittel der Wanderzeiten der einzelnen Kröten gebildet. Die pro Jahr beobachteten Populationen werden paarweise miteinander verglichen durch den Wilcoxon-Test. Für die Abhängigkeit der Anzahl der wandernden Kröten von Zeit (und damit Wandertrieb), Temperatur und Regen werden multiple lineare Regressionskoeffizienten und Spearman'sche Rang-Korrelationskoeffizienten berechnet.

Die Wanderbereitschaft hängt nicht nur vom Regengrad und der Abendtemperatur ab, sondern auch von der Kalenderzeit. Diese Kalendergebundenheit der Wanderung wird als Ausdruck eines relativ temperatur-unabhängigen Wandertriebes, der auf eine Sollzeit angesetzt ist, aufgefasst. Obschon sich die Winterquartier-Räume verschiedener Populationen überschneiden, wandern die Kröten im gleichen Mikroklima später zum kühleren Weiher als die Kröten der zum wärmeren Weiher gehörenden Population. Die Populationen der beiden Weiher sind auf der Orientierungsebene hinsichtlich ihrer Laichplatzzugehörigkeit gut getrennt und in diesem Sinne definierbar. Die Sollzeit der Laichwanderung ist demnach populationsspezifisch angesetzt.

Weitere Fälle von populationsspezifischen, relativ klima-unabhängigen Wander-Sollzeiten bei andern Populationen werden mit diesen Befunden verglichen und interpretiert. Die populationsspezifischen Wander-Sollzeiten lassen sich mit der Hypothese einer Zeitprägung erklären. Andere Hypothesen werden diskutiert.

Summary

Breeding migration of the common toad, *Bufo bufo*, in the direction of two neighbouring ponds was examined in the years 1962-66 by counting the individuals on specific parts of roads with regard to temperature-, rain- and time-dependence of the number of individuals.

For every population the arithmetic mean of the date of migration of the toads is calculated. The populations of a year are compared with each other by the Mann-Whitney U test. Multiple linear regression coefficients and Spearman

rank correlation coefficients are calculated between the number of the migrating toads and time, temperature and rain.

The impulse to migrate is depending not only from rain and evening temperature, but also from the time of the year. This dependency on the calendar for migrating is understood as the expression of a relatively temperature-independent migrating-drive, activated at a set time of the year. Thus, though the winter quarter areas of different populations are overlapping, in the same microclimate the toads belonging to the cooler pond migrate later than the population belonging to the warmer pond. The populations of the two ponds are well separated on the level of orientation with regard to their appertaining to a certain breeding place and may be defined in this sense. Consequently the set time for breeding migration is specificially determined by the belonging to a certain population.

Other cases of population-specifically determined set times for climate-independent migration with other populations are compared with these statements and interpreted. The population-specific set times for migration may be explained by the hypothesis of a time-imprinting. Other hypotheses are discussed.

Résumé

La migration de reproduction du crapaud commun, *Bufo bufo* (L.) vers deux étangs voisins l'un de l'autre a fait l'objet d'une étude en 1962-66. Il s'agissait d'établir, en relation des facteurs température, pluie et temps, le nombre des individus en migration sur des secteurs déterminés des routes suivies.

Pour chaque population, la moyenne arithmétique des dates de migration a été établie. Les populations examinées chaque année ont été comparées par paires en utilisant le test de Wilcoxon. Les auteurs admettent que la date de la migration est relativement indépendante de la température et déterminée par une impulsion d'origine interne (Soll-Zeit).

Les quartiers d'hiver de populations se reproduisant dans des étangs différents peuvent se superposer et par conséquent présenter le même microclimat, mais les individus conditionnés à un étang de ponte plus froid migreront plus tard que ceux de la population d'un étang de ponte plus chaud. Chaque population est bien définie par l'orientation que les individus prennent pour se rendre aux emplacements de ponte.

L'impulsion interne à migrer est spécifique pour chaque population. Cette impulsion est interprétée à titre d'hypothèse comme une imprégnation des individus à une époque déterminée (Zeitprägung). D'autres hypothèses sont discutées.

On a précisé, en calculant les coefficients multiples de régression et les coefficients de rang de Spearman, les relations de dépendance entre le nombre des crapauds en migration et les conditions de température et de pluie.

LITERATUR

AEBLI, H. 1966. *Rassenunterschiede in bezug auf Entwicklungsgeschwindigkeit und Geschlechtsdifferenzierung bei Rana temporaria in den Tälern des Kantons Glarus (Schweiz)*. Rev. Suisse Zool. 73: 1—35.

BOULENGER, G. A. 1912. *Some remarks on the habits of british frogs and toads, with reference to Mr. Cumming's recent communication on distant orientation in Amphibia*. Proc. Zool. Soc. London, 1912: 19—22.

BÜNNING, E. 1958. *Die physiologische Uhr*. Springer, Berlin, 105 p.

CEI, G. 1943. *Grundsätzliches über die allgemeinen Beziehungen zwischen Geschlechtszyklus und geographischer Verteilung bei Amphibien*. Zool. Anz. 142: 41—45.

EWERT, J. P. 1965. *Der Einfluss peripherer Sinnesorgane und des Zentralnervensystems auf die Antwortbereitschaft bei der Richtbewegung der Erdkröte* (Bufo bufo L.). Diss. Göttingen, 69 p.

FERGUSON, D. E. 1966. *Sun-compass orientation in Anurans*. In: *Animal orientation and navigation*. Ed. R. M. Storm. Oregon State Univ. Press. 21—34.

FISCHER-SIGWART, H. 1900. *Der Kröten Laichgeschäft im Frühling 1900*. Nerthus 2: 355—356, 361—362.

FRAZER, J. F. D. 1953. *The breeding habits of toads (Bufo bufo) in lake Windermere*. Brit. Journ. Herpet. 1: 153—159.

— 1966. *A breeding colony of toads (Bufo bufo (L.)) in Kent*. Brit. Journ. Herpet. 3: 236—252.

FRISCH, K. v. 1965. *Tanzsprache und Orientierung der Bienen*. Springer, Berlin, 578 p.

HEUSSER, H. 1960. *Über die Beziehungen der Erdkröte (Bufo bufo L.) zu ihrem Laichplatz II*. Behaviour 16: 93—109.

— 1961a. *Die Bedeutung der äusseren Situation im Verhalten einiger Amphibienarten*. Rev. Suisse Zool. 68: 1—39.

— 1961b. *Amphibienbiotope im Churer Rheintal und im unteren Prättigau 1953—1960*. Jb. Natforsch. Ges. Graubünden 89: 6 p.

— 1963. *Die Ovulation des Erdkrötenweibchens im Rahmen der Verhaltensorganisation von Bufo bufo L*. Rev. Suisse Zool. 70: 741—758.

— 1968. *Die Lebensweise der Erdkröte, Bufo bufo (L.); Wanderungen und Sommerquartiere*. Rev. Suisse Zool. 75: 927-982.

JOHANSEN, K. 1962. *Observations on the wood frog, Rana sylvatica, in Alasca*. Ecol. 43: 146—147.

KLEINSTEUBER, H. 1964. *Untersuchungen zur Laichwanderung der einheimischen Erdkröte, Bufo bufo L*. Diss. Göttingen. 54 p.

LINDER, A. 1964. *Statistische Methoden*. Birkhäuser, Basel.

METTER, D. E. 1961. *Water levels as en environmental factor in the breeding season of Bufo boreas boreas* (Baird and Girard). Copeia 1961: 488.

MOORE, H. J. 1954. *Some observations on the migration of the toad (Bufo bufo bufo)*. Brit. Journ. Herpet. 1: 194—224.

NAGEL, W. 1935. *Zusammenhänge zwischen Reaktionsbereitschaft und vegetativem System beim Frosch*, Zürich, 116 p.

PARKES, A. S. 1960. *Marshall's physiology of reproduction*. I. 688 p.

PFANZAGL, J. 1966. *Allgemeine Methodenlehre der Statistik*, II. Göschen 747, Berlin.

PONSE, K. 1924. *L'organe de Bidder et le déterminisme des caractères sexuels secondaires du crapaud (Bufo vulgaris L.)*. Rev. Suisse Zool. 31: 177—336.

ROSTAND, J. 1947. *La vie des crapauds*. Stock, Paris, 220 p.

SAVAGE, R. M. 1961. *The ecology and life history of the common frog (Rana temporaria temporaria)*. Pitman, London, 221 p.

SIEGEL, S. 1956. *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. McGraw-Hill, New York.

SMITH, M. 1954. *The british amphibians and reptiles*. Collins, London, 322 p.

WEBER, E. 1961. *Grundriss der biologischen Statistik*. G. Fischer.

WITSCHI, E. 1924. *Die Entwicklung der Keimzellen der Rana temporaria L. I. Urkeimzellen und Spermatogenese*. Z. Zellen- u. Gewebelehre (Abt. B. Z. wiss. Biol.) 1: 523—561.

Dr. H. HEUSSER, 8127 Forch-Zürich

Dr. J. OTT, Zweiengasse 10, 4133 Pratteln

Tome 75, n° 52 — Décembre 1968

Hybridization of *Xenopus laevis petersi (poweri)* and *X.l. laevis*

by

A. W. BLACKLER [1] and M. FISCHBERG
from the Station de Zoologie Expérimentale, Université de Genève

with 8 figures

Introduction

Toads of the genus *Xenopus* are primitive aglossal Anura having a wide distribution in the continent of Africa. Since most species can be induced to breed in the laboratory throughout the year, they have become the object of various biological studies and in recent years a number of articles has appeared which treat aspects of the embryology, physiology and biochemistry of *Xenopus*. Most of the publications have concerned the species *Xenopus laevis* (Daudin 1802), which is commonly known as the South African Clawed Toad. Following the systematic studies of Parker (1936, 1956) it would appear that this toad should be more strictly referred to as *Xenopus laevis laevis* since there exists three or four other forms of *laevis* which deserve subspecific status and which are not indigenous to South Africa. These latter are *X. 1. victorianus* Ahl 1924, *X. 1. petersi* Bocage 1895 and *X. 1. borealis* Parker 1936.

Victorianus is a resident of Uganda and Northern Tanganyika and is the smallest subspecies, rarely exceeding 65 mm in snout-to-vent length. It is probable that *X. 1. bunyoniensis* Loveridge 1932 (a name given to specimens from Lake Bunyoni) is a synonym. *Petersi* has a distribution in Angola and Northern Rhodesia and can measure up to 80 mm. in body length. The name *X. 1. poweri* Hewitt 1927 has been given to specimens taken from the region around the Victoria Falls in North Rhodesia, but Parker (1956) considers that these specimens are actually *petersi*. However, Schmidt and Inger (1959) have taken issue

[1] Cornell University, Division of Biological Sciences, Ithaca, N.Y. (U.S.A.)

with Parker's conclusion. Finally, *borealis* (like *X. l. laevis*) may measure over 100 mm. in length. However, *borealis* and *laevis* are geographically isolated, since *borealis* is a resident of Kenya.

For embryological purposes, the precise systematic status of these subspecies is in general not important, although it has been our experience that there are sufficient differences in their developments to render certain types of experimental work rather confusing. However, given that most European and American laboratories have obtained their animals through South African dealers, it is reasonable to assume that published articles refer to *X. l. laevis* unless the contrary is specified. If there is sometimes confusion, it is more likely to result from the fact that the species *X. mulleri* is often mistaken for *X. l. laevis*. This former is a Congo species and thus has entered laboratories via Belgian agencies.

Be that as it may, we have been concerned in our laboratory with the transplantation of nuclei and germ cells between the subspecies and species of *Xenopus* (Gurdon 1961, 1962; Blackler 1962; Ortolani, Fischberg and Slatkine 1966) and thus, for us, distinction between the different kinds of toads has been an important matter. The interpretation of our results must rest to some extent on the validity of Parker's systematic studies, and in consequence we have been obliged perforce to attempt hybridizations as a test of taxonomy. Recently we have given an account of some work which supports the view that *X. l. victorianus* and *X. l. laevis* are indeed true subspecies in a developmental sense (Blackler, Fischberg and Newth 1965). Below we present some of our experiences gained in crossing *X. l. petersi* with *X. l. laevis*.

Material and Observations

The *X. l. petersi* toads we used (hereafter referred to as *Xlp*) were sent direct by air from N. Rhodesia. If Schmidt and Inger (1959) are correct in claiming that *poweri* is a distinct subspecies from *petersi* then our toads should be referred to as *poweri*. However, for the purposes of this communication we prefer to follow the view of Parker 1956. The *X.l. laevis* toads employed (now referred to as *Xll*) were of unknown origin and taken from a laboratory stock: in our experience the difference between such toads and specimens freshly imported from South Africa is small, except that the latter are always somewhat larger.

Characters of the Adult Toads

Female *Xlp* may measure up to 80 mm in body length although the majority of individuals are in the 70-74 mm. range. The average weight is 34 gms. Males measure about 56 mm. and have an average weight of 19 gms. The toads are easily bred under laboratory conditions and mature individuals may be obtained

within a year after the hatching of the eggs. Laboratory-bred toads are somewhat smaller than the wild-type but not conspicuously so.

Female *X11* may often exceed 100 mm. in body length and weigh about 75 gms., while the males may attain 80 mm. and an average weight of 45 gms... Laboratory-bred individuals rarely reach these proportions and females longer than 93 mm. are exceptional. It may be noted that we maintain our colony at 22° C, feeding the tadpoles with nettle *(Urtica)* powder and the post-metamorphic stages with chopped liver.

The dorsal pattern of both species is a dark green with patches of black or brown. In *X11* it is subject to a fair degree of variation but is quite uniform in *X1p*. However, the ventral surface is a clear distinguishing character. Whereas in *X11* it is usually white or a pale cream in colour and either immaculate or finely stippled in grey, in *X1p* the ground colour is a bright orange and heavily blotched or thickly stippled in a violaceous black (figs. 1-5).

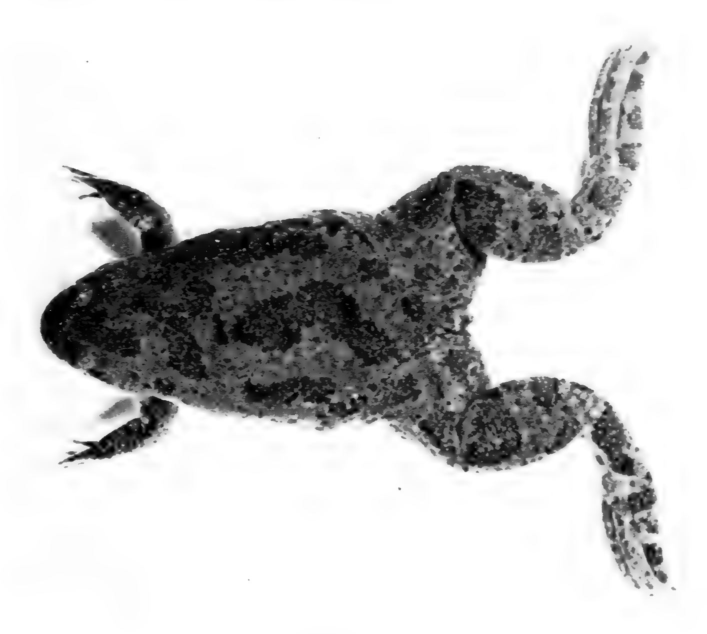


FIG. 1.
Dorsal pattern of *X.l. petersi* ♀.
Length 77 mm. The pattern is typical of the subspecies.

'evelopment of X11 and X1p

The embryology of both toads is as described in the "Normal Table of *enopus laevis*" (NIEUWKOOP and FABER 1956) except for the variations for *1p* commented on below.

Fig. 2.

Ventral pattern of *X. l. petersi* ♀.
Length 67 mm. Laboratory-bred individual with yellow legs and dense spotting (compare with Fig. 3).

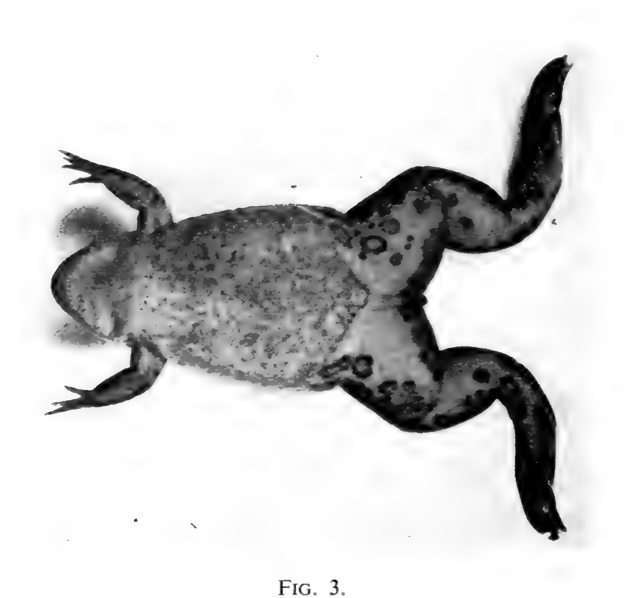


Fig. 3.

Ventral pattern of *X. l. petersi* ♀.
Length 74 mm. Wild-caught individual with orange-yellow legs and ringed spots (compare with Fig. 2).

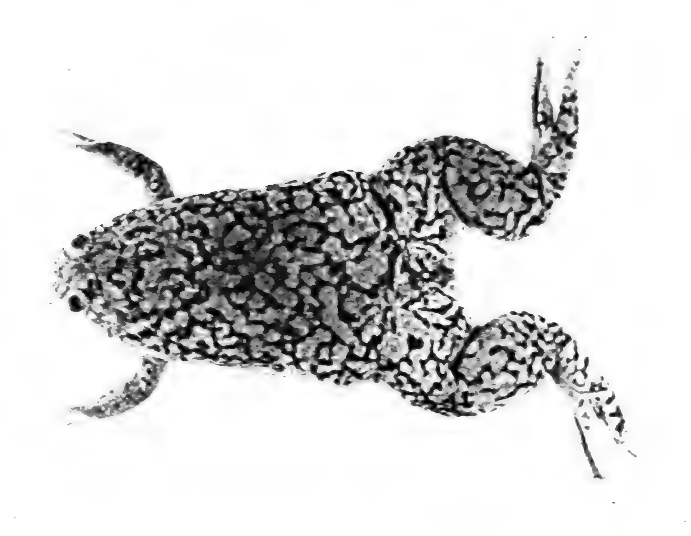


Fig. 4.

Dorsal pattern of *X. l. laevis*.
Length 107 mm. This female shows a dorsal pattern of solid patches (compare with Fig. 1).

Fig. 5.

Ventral pattern of *X. l. laevis* ♂.
Length 72 mm. Note immaculate surface and nuptial pigment on underside of arms (compare with Figs. 2 and 3).

The egg of *X1p* is smaller than that of *X11* (1.10 mm. as against 1.35-1.50 mm). The animal hemisphere of the egg of *X11* is covered with a chocolate-brown pigment and the vegetal hemisphere is white, but three zones may be distinguished in the egg of *X1p*, — a dark brown animal zone, a cream-coloured marginal zone and a pale brown vegetal zone. When the third cleavage takes place in *X1p* the animal pigment is neatly separated from the creamy marginal zone by the furrow, but in *X11* some of the animal pigment remains below the furrow.

In later development *X1p* resembles *X. 1. victorianus* (see BLACKLER, FISCHBERG and NEWTH 1965 for details) more closely than *X11*, especially in the timing of melanophore production. The first true melanophores appear slightly later in *X1p* than in *X11* (stage 36 as against stage 33 of the Normal Table) and melanophores are not found in the tadpole tail until stage 40 (stage 37 in *X11*). Melanophores are manifest in the region of the rectal tube at stage 50 in *X1p* but do not appear until shortly before the onset of metamorphosis in *X11* (stage 57).

The process of metamorphosis requires the passage of 12 days in *X1p* and 9 days in *X11* at 22° C. The resorbing tail remains laterally flattened in *X11* and has a strong curl toward the dorsal side, but becomes cylindrical with only a very slight dorsal bend in *X1p*.

Development and Characters of the Reciprocal Hybrids

a) *Xll*♀ x *Xlp*♂: We have performed this cross three times and each time we have been able to obtain good development. Although some abnormalities are found in the embryonic period, these are variable and most likely fall within the usual limits of abnormal development for hormone-provoked spawnings. Over 75% of all blastulae developed into metamorphosed toads.

The fertile eggs were, of course, normal *Xll* eggs and they developed in a typically *laevis* manner up to the feeding tadpole stage. The true melanophores made their appearance at stage 33/34. The presence of the *Xlp* genome first made itself manifest at stage 50 when melanophores appeared over the region of the rectal tube.

During metamorphosis the resorbing tail was cylindrical in section, thereby recalling a *petersi* character, but the tail curled dorsally rather more than is usual for *Xlp* but always somewhat less than in pure *laevis*.

After metamorphosis the ventral surface of the hybrid was initially white but during the first year yellow pigment was gradually deposited, especially on the undersides of the legs, and black spots began to form and spread from the legs toward the head (figs. 6 and 7). Reference has been made above to the variability of the dorsal patterns and it is worthy of note as far as the hybrid is concerned that its dorsal colouring and pattern always resembled the *Xlp* type and never the *Xll* pattern (fig. 8).

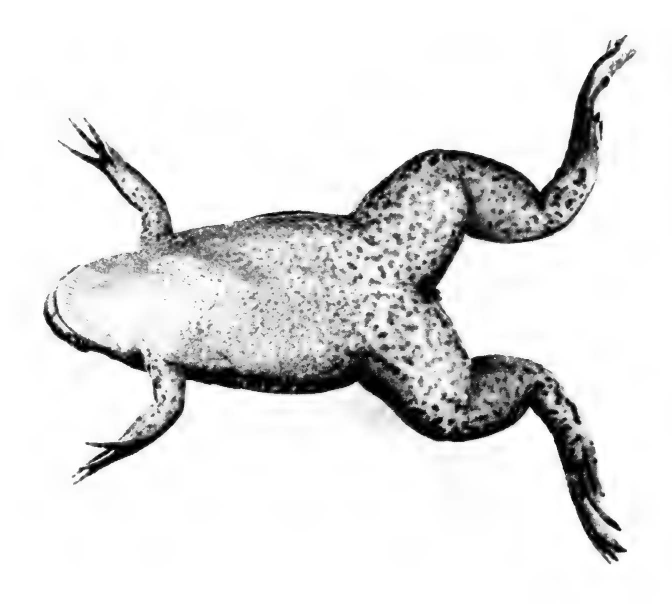


FIG. 6.

Ventral surface of female hybrid *X. l. laevis* ♀/*petersi* ♂.
Length 72 mm. Note *petersi*-like spotting of legs (compare Figs. 5 and 2).

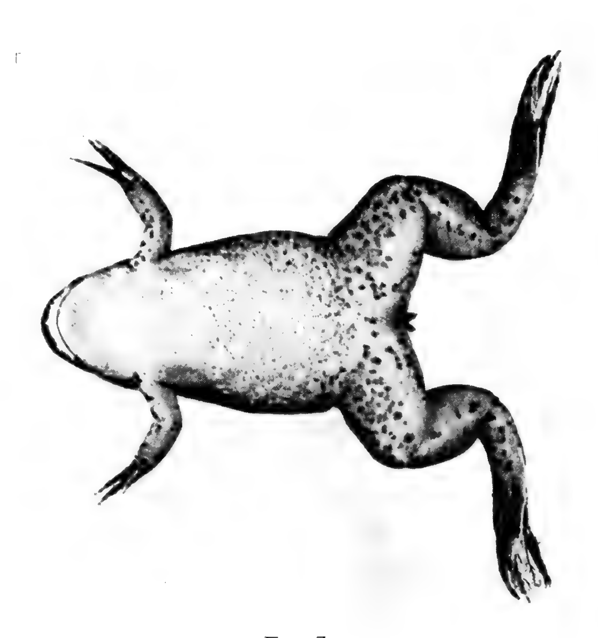


FIG. 7.

Ventral surface of female hybrid *X. l. petersi* ♀/*laevis* ♂.
Length 68 mm. Note *petersi*-like spotting of legs (compare Figs. 6, 5 and 2).

The toads were measured and weighed at 3½ and 5½ years of age and little difference was found between the figures for the two determinations. Females averaged 77 mm. in length and weighed an average of 54 gms., while the males averaged 66 mm. in length and 31 gms. In these respects therefore, and in the absence of much variation in length and weight, the hybrid toads were intermediate between *Xll* and *Xlp*.

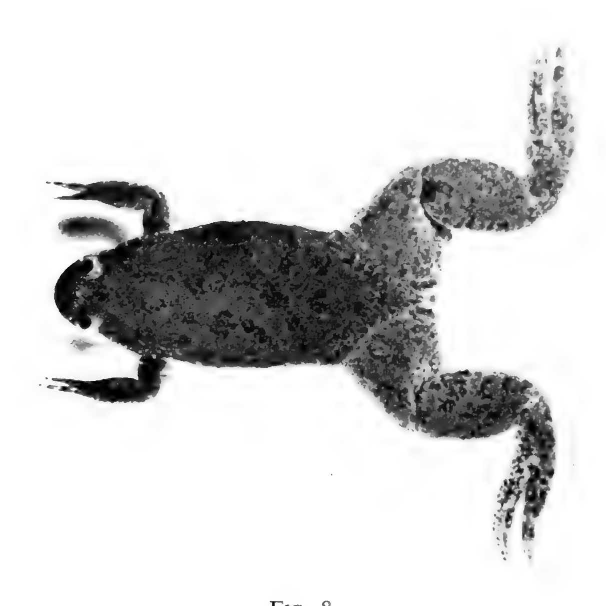


FIG. 8.
Dorsal surface of male hybrid *X. l. laevis* ♀/*petersi* ♂.
Length 74 mm. Note *petersi*-like markings (compare Figs. 4 and 1).

b) *Xlp*♀ x *Xll*♂: This cross has been performed five times, of which the first attempt failed to yield cleaving eggs and the second yielded very few. The remainder all gave cleavage in the order of 70%. In these matings, however, up to 40% of the tadpoles developed tails with a dorsal or ventral bend, failed to commence feeding, and died. It may be, in consequence, considered that there is some incompatability between the two species in this hybrid combination, presumably mediated via some maternal influence (since the hybrid genome is presumably the same as in the reverse hybrid). However, there are two factors which militate against such a conclusion in the absence of more knowledge; the tadpoles which did not show the tail abnormality continued their development without crisis and eventually gave perfectly normal toads, and abnormality of the tail is often associated with the development of an egg of poor quality.

The *Xlp* eggs cleaved in the *petersi* manner, the third cleavage sharply dividing the animal pigment off from the rest of the egg. The appearence of the true mela-

nophores was slightly delayed (stage 35/36) and they did not appear on the tail until stage 40. Another clear *Xlp* influence, already noted in the reciprocal hybrid, was that the rectal tube melanophores could be observed at stage 50. For the rest, the metamorphic and immediate post-metamorphic events were the same as for the reciprocal hybrid.

The colour characteristics of the adults of this combination are also the same as for the other but the proportions of the animals are rather smaller. At 4½ years of age females averaged 70 mm. in length and 40 gms. in weight, while the males averaged 50 mm. and 16 gms. respectively. These figures are perhaps more comparable with *petersi* than with *laevis* but they show distinct hybrid character all the same.

Fertility and development of hybrid intercrosses

Both sets of hybrids showed a normal sex ratio and no animal was found to be sterile. Intersib crosses have been used throughout and all have given appreciable numbers of cleaving eggs. The following remarks apply equally to both hybrids.

The eggs laid by the females have always measured between 1.1 and 1.2 mm. and showed three bands of egg pigment as in *Xlp*. The first two cleavages are meridional, but the third does not cut off the animal pigment from the rest of the egg. Melanophores make their appearance at stage 33/34 but do not become visible on the tail until stage 40. The melanophores over the rectal tube region appear without exception at stage 50. Thus development up to this stage shows a segregated interplay of *laevis* and *petersi* influences. Thereafter development up to the end of metamorphosis is as under the original hybrid crosses. We have not kept toads after metamorphosis.

Discussion and Conclusions

Our experience in hybridizing these toads support the thesis that they are true subspecies. There does not seem to be any incompatability between the genotypes. As in the case of our study with *victorianus*, we find that characters of both subspecies may be found in the hybrids and that often the influence of one subspecies for any particular character expresses itself at the expense of the other. Intermediate characteristics are not very striking.

When *Xlp* is the maternal parent the hybrids are about the same size (length and weight) as *Xlp*. On the other hand, the reciprocal hybrid tends to be somewhat longer than *Xlp* but is even more noticeably heavier. These facts could be taken to mean that some maternal influence is at work which is not expressed by the genotype of the hybrids *per se*.

As to the nature of the dorsal and ventral surfaces of the hybrid toads, it is clear that the *petersi* influence is dominant over that of *laevis*. In the development of the eggs laid by the hybrids, one may recognise a *Xll* maternal effect and/or dominance in the matter of the character of the third cleavage division and a dominance concerning the stage at which melanophores make their appearance. For the rest the size and type of egg, the time of appearance of melanophores on the tail and the rectal tube region, appear ordered by the *petersi* component of the genotype.

Since in our laboratory we have been concerned with the transplantation of nuclei between *Xlp* and *Xll* (Ortolani, Fischberg and Slatkine, 1966), further light on the nature of these toads has enabled a better appreciation of some of the observations reported here.

Acknowledgements

We gratefully acknowledge the assistance we have received in this study from Misses Messinezy and Petersen, as well as the financial support of the Fonds National Suisse (No. 2551).

REFERENCES

Ahl. E. 1924. *Ueber einige afrikanische Frösche*. Zool. Anz. 60: 270-1.

Blackler, A. W. 1962. *Transfer of primordial germ-cells between two subspecies of Xenopus laevis*. J. Embryol. exp. Morph. 10: 641-51.

— Fischberg, M. and Newth, D. R. 1965. *Hybridization of two subspecies of Xenopus laevis*. Rev. Suisse Zool. 72: 841-57.

Bocage, Barboza du, 1895. *Herpétologie d'Angola et du Congo*, p. 187.

Daudin, F. M. 1802. *Histoires des Rainettes, des Grenouilles et des Crapauds*.

Gurdon, J. B. 1961. *Transplantation of nuclei between two subspecies of Xenopus laevis* Heredity 16: 305-15.

— 1962. *The transplantation of nuclei between two species of Xenopus*. Dev. Biol. 5 68-83.

Loveridge, A. 1932. Proc. biol. Soc. Washington 45: 114.

Nieuwkoop, P. D. and Faber, J. 1956. *Normal Table of Xenopus laevis (Daudin)* Amsterdam: North Holland Publ. Co.

Ortolani, G., Fischberg, M. and Slatkine, S. 1966. *Nuclear transplantations between two subspecies of Xenopus laevis (Xenopus laevis leavis and Xenopus laevis petersi)*. Acta Embryol. Morph. exp. 9: 187-202.

Parker, H. W. 1936. *Reptiles and amphibians collected by the Lake Rudolf Rift Valley expedition*. Ann-Mag. Nat. Hist. 18: 596-601.

— 1956. In *Normal Table of Xenopus laevis*, pp. 9-12.

Schmidt, K. P. and Inger, R. F. 1959. *Amphibians: Exploration du Parc National de l'Upemba. Mission of G. F. Dewitt*. Hist. Parcs Nation. Congo Belge 56 1-264.

Tome 75, nos 53 à 60. — Décembre 1968

COMMUNICATIONS
FAITES PENDANT LA SESSION DE LA SOCIÉTÉ HELVÉTIQUE DES SCIENCES NATURELLES
A EINSIEDELN LES 28 ET 29 SEPTEMBRE 1968.

MITGETEILT AN DER JAHRESVERSAMMLUNG DER SCHWEIZERISCHEN NATURFORSCHENDEN
GESELLSCHAFT IN EINSIEDELN, DEN 28. UND 29. SEPTEMBER 1968.

N° 53. **André Aeschlimann.** — La ponte chez *Ornithodorus moubata* Murray (Ixodoidea, Argasidae)[1] (Avec 1 figure et 3 tableaux).

Institut Tropical Suisse, Bâle.

Toute étape importante de la vie d'une tique est précédée d'un repas de sang. Sans nutrition préalable, les mues des immatures et les pontes des femelles n'ont pas lieu.

Au cours d'une étude sur la vitellogénèse de l'Argaside africain *Ornithodorus moubata*, nous avions remarqué que la majorité des femelles vierges et nourries ne pondaient pas. Dès lors, il nous intéressait de savoir si les ovocytes de ces femelles accomplissaient une vitellogénèse et, dans l'affirmative, quel était le destin des œufs non pondus. Autre question qui s'imposait: la copulation a-t-elle une influence sur la vitellogénèse ?

Rappelons tout d'abord le mode de reproduction d'*O. moubata* quand il est soumis aux conditions idéales du laboratoire (80% d'humidité relative et 28° C de température): les femelles pondent des œufs viables 9 à 15 jours après s'être gorgées et après avoir copulé. On appelle « préoviposition » la période séparant la nutrition de la ponte.

PREMIÈRE OBSERVATION

Comme nous l'avons souligné ci-dessus, la plupart des femelles vierges et nourries ne pondent pas d'œufs. Mais toutes montrent à la dissection un net développement de leurs ovocytes qui atteint son maximum entre les 20e et 40e jour après la nutrition (Fig. 2). Certaines ovocytes sont alors brunâtres et d'assez grande taille: elles abritent du vitellus dans leur cytoplasme et font saillie à la

[1] Ce travail a été réalisé grâce à l'appui financier de la Lalor Foundation, Wilmington, Delaware, USA.
L'auteur remercie Mlle R. M. Ryhiner pour sa collaboration technique.

surface de l'ovaire, contrastant ainsi avec les ovocytes de femelles à jeun qui sont petites et de couleur blanche (Fig. 1). Mais ce développement des réserves vitellines n'arrive que rarement à terme. Seules 2% des femelles vierges et nourries pondent des œufs (tableau I). Dans ce cas, le mûrissement des œufs dure de 25 à 40 jours et la ponte est retardée; elle a lieu environ un mois après la nutrition [1].

On peut conclure de cette première observation que la nutrition provoque toujours chez les femelles vierges une élaboration lente du vitellus. DIEHL (1968) a d'ailleurs dénoncé l'apparition, après le repas sanguin, aussi bien chez les femelles vierges que chez les femelles fécondées, de deux protéines caractéristiques dont la concentration dans l'hémolymphe diminue au fur et à mesure qu'elle augmente dans les œufs. Des travaux au microscope électronique (AESCHLIMANN et HECKER, 1967 et 1969) ont montré qu'une certaine quantité de protéines exogènes pénètrent par micropinocytose dans les jeunes ovocytes en développement.

TABLEAU I

	Contrôles		Copulations retardées						
	Nutrition et Copulation	Nutrition des ♀♀ vierges							
Nombre de jours après la nutrition	0	—	20	61	70	79	100	133	164
Nombre de ♀♀ utilisées	12	200	12	12	11	11	14	6	3
Nombre de ♀♀ ayant pondu	12	4	12	12	11	11	14	5	3
Préoviposition (en jours)	10–15	22–40	5–7	7–12	8–12	7–10	6–14	11–15	10–14

Quant aux œufs non pondus, mais qui ont accompli une partie de leur vitellogénèse, ils sont résorbés petit à petit et finissent pas disparaître. On observe souvent sur les ovaires, vers le 30e jour après la nutrition, ces œufs en dégénérescence (Fig. 3).

[1] Nous avons observé qu'un petit pourcentage de ces œufs était capable de se développer par parthénogénèse. Nous reviendrons dans un autre travail sur cet aspect du problème.

Deuxième observation

Un Ornithodore peut ingérer une masse de sang équivalente à plusieurs fois le poids de son propre corps. Ce sang n'est pas digéré dans sa totalité immédiatement après le repas. Pendant plusieurs semaines, voire des mois, on en trouve des restes dans la lumière de l'intestin. Il est possible d'obtenir, sans repas supplémentaire, des pontes viables de femelles ayant copulé 20, 61, 70, 79, 100, 133 et 164 jours après la prise de sang. Dans chaque cas, les femelles ont commencé de pondre environ 10 jours après la copulation. Leurs œufs se sont donc développés en un laps de temps normal. Le tableau I montre que les expériences ont donné des résultats positifs dans tous les cas. Une seule exception est à enregistrer: une femelle n'a pas pondu à la suite d'une copulation située 133 jours après la nutrition.

La copulation retardée de 20 jours seulement provoque des pontes en 5 jours, c'est-à-dire en un temps record ! Une période de préoviposition si courte s'explique aisément si l'on songe que les œufs des femelles vierges et gorgées depuis 20 jours ont déjà atteint un stade avancé de leur vitellogénèse au moment de la copulation. L'arrivée opportune de spermiophores est le stimulant nécessaire à la maturation terminal d'œufs déjà bien développés.

Ainsi, les succès obtenus lors des copulations retardées démontrent-ils que celles-ci ont une influence directe sur la vitesse de la vitellogénèse. En fait, nous pensons (il s'agit d'une hypothèse de travail), que l'arrivée des produits sexuels mâles dans le système génital d'une femelle au repos depuis des mois accélère subitement la digestion des réserves stockées dans son intestin. L'hémolymphe se charge alors de protéines et autres substances nutritives qui passent ensuite dans les œufs pour prendre part à la formation du vitellus. Soulignons qu'il nous fut possible, en leur permettant de copuler, d'obtenir des pontes de femelles à jeun (6 sur 200), qui s'étaient nourries pour la dernière fois avant leur dernière mue, c'est-à-dire à l'état de nymphe.

Troisième observation

Une fois prouvé l'influence de la copulation sur la vitellogénèse et, par conséquent, sur la ponte, il nous a semblé intéressant de savoir si les spermiophores agissaient obligatoirement via le système génital de la femelle. Aussi avons-nous injecté dans la cavité générale de la tique:

1. un homogénat de vésicules séminales de mâles vierges,
2. un homogénat de spermatophores prélevés dans l'utérus de femelles fécondées,
3. des spermiophores vivants dégagés de leur spermatophore.

Les résultats enregistrés sont consignés dans le tableau II. La majorité des femelles injectées et nourries ont pondu 9 à 12 jours après l'injection.

TABLEAU II

	Homogénat de vésicules séminales	Homogénat de spermatophores	Spermiophores vivants
Nombre de ♀♀ vierges injectées (24 h avant nutrition)	16	50	65
Nombre de ♀♀ ayant pondu	10	49	56
Préoviposition (en jours)	12–13	9–11	8–16

L'injection, dans l'hémocoele de femelles vierges et nourries, de substances diverses telles que solution de Ringer, serum de souris, homogénat de glandes accessoires génitales mâles, homogénat d'ovaires de femelles vierges, etc., n'ont provoqué aucune ponte dans les délais normaux.

QUATRIÈME OBSERVATION

Les expériences précédentes ont donc dénoncé l'influence sur la vitellogénèse de substances introduites chez la femelle par le mâle lors de la copulation. Ces substances agissent de même manière si on les injecte directement dans l'hémocoele.

TABLEAU III

	Cervaux de ♀♀ nourries et copulées	Cervaux de ♀♀ vierges et à jeun	Cervaux de ♀♀ vierges et nourries
Nombre de ♀♀ vierges injectées (24 h avant nutrition)	12	10	12
Nombre de ♀♀ ayant pondu	5	0	1
Préoviposition (en jours)	11–15	—	17

Chez les insectes, il apparaît que le développement des œufs est stimulé par les neurosécrétions de la corpora allata. Afin de voir si une régulation hormonale de ce genre était également possible chez *O. moubata*, nous avons procédé à des injections d'homogénats de cerveaux de femelles nourries et copulées dans la cavité générale de tiques vierges et nourries. Comme contrôles, des cerveaux de tiques vierges et à jeun, ainsi que des cerveaux de tiques vierges mais gorgées, ont également été injectés à des femelles vierges et nourries (tableau III). Cinq femelles sur douze, appartenant au premier groupe, ont pondu après une période de préoviposition normale. Ceci laisse supposer une action hormonale sur la vitellogénèse.

Discussion

Retenons de nos observations les conclusions suivantes:

1. Les femelles d'*O. moubata* ayant copulé au cours du repas de sang pondent des œufs viables après une période de 10 à 15 jours.

2. La nutrition provoque, dans les ovocytes de femelles vierges, une lente vitellogénèse qui n'atteint que rarement son stade final. Ces œufs semi-développés sont ensuite résorbés. Ce processus s'étend sur une cinquantaine de jours. Il arrive cependant qu'un petit pourcentage de femelles vierges pondent quelques œufs. Dans ce cas, la ponte est retardée par rapport à la normale.

3. La copulation retardée de femelles nourries, parfois depuis plusieurs mois, provoque une ponte dans les 10 jours. Elle déclenche et accélère le déroulement de la vitellogénèse. On peut admettre qu'elle stimule au préalable la digestion des réserves nutritives stockées dans l'intestin de la tique. Rappelons qu'il est possible de faire pondre des tiques ayant pris leur dernier repas sanguin à l'état de nymphe.

4. L'injection, dans l'hémocoele de femelles vierges et nourries, d'homogénats de produits sexuels mâles, ainsi que l'injection de spermiophores vivants, assurent une ponte après 10 jours. De retarder l'injection par rapport à la date de la nutrition ne modifie pas le délai normal de la ponte. Ceci suppose que les produits sexuels du mâle transportent avec eux des substances stimulant la vitellogénèse.

5. Il est possible que ces substances stimulantes agissent par l'intermédiaire de cellules endocrines du système nerveux central. En effet, on observe des pontes normales après injection, dans des femelles vierges et gorgées, d'homogénats de cerveaux « actifs » prélevés sur des femelles fécondées et nourries.

Zusammenfassung

1. Nach gleichzeitiger Fütterung und Begattung kommt es bei Weibchen von *O. moubata* nach 10 bis 15 Tagen zur Ablage von entwicklungsfähigen Eiern.

2. Die Fütterung regt bei unbegatteten Weibchen in den Ovocyten eine verlangsamte Bildung von Dotter an, doch reifen nur wenige Eier ganz aus. Diese mehr oder weniger entwickelten Eier werden anschliessend resorbiert, meist innert 50 Tagen. Nur ein geringer Prozentsatz unbefruchteter Weibchen legt vereinzelte Eier ab. In diesen Fällen ist der Beginn der Eiablage (Preovipositionszeit) stark verzögert.

3. Werden gefütterte Weibchen nachträglich begattet — in einzelnen Fällen erst Monate später — so kommt es etwa 10 Tage später zu einer normalen Eiablage. Die Begattung löst also die Dotterbildung aus und beschleunigt diese gleichzeitig. Man muss annehmen, dass die Kopulation die Verdauung der im Zeckendarm gespeicherten Nahrung anregt. Es sei hier noch erwähnt, dass man auch noch einige Zeckenweibchen zur Eiablage bringen kann, welche ihre letzte Blutmahlzeit im Nymphenstadium erhalten haben.

4. Injektion von einem Homogenat männlicher Geschlechtsprodukte oder von lebenden Spermiophoren in das Haemocoel unbegatteter, aber gefütterter Zeckenweibchen führt zu normaler Eiablage nach 10 Tagen. Werden derartige Injektionen erst einige Zeit nach der Fütterung ausgeführt, kommt es dennoch zur Eiablage nach etwa 10 Tagen. Dies lässt darauf schliessen, dass die männlichen Geschlechtsprodukte Substanzen enthalten, welche die Dotterbildung fördern.

5. Es ist möglich, dass diese stimulierenden Substanzen über endokrine Zellen des Zentralnervensystems wirken. In der Tat kann man Eiablagen bei unbegatteten, gefütterten Weibchen beobachten nach Injektion von Homogenaten " aktiver " Zentralganglien, welche von befruchteten und gefütterten Weibchen entnommen worden sind.

Summary

1. Females of *Ornithodorus moubata*, fed and copulated simultaneously, lay viable eggs after a period of 10 to 15 days.

2. In the ovocyte of virgin females, feeding stimulates a slow vitellogenesis, which only rarely reaches the final stage. These more or less developed eggs are finally resorbed. This process takes about 50 days. Still, a small percentage of virgin females is capable to lay a few eggs, but the begin of the oviposition is much delayed.

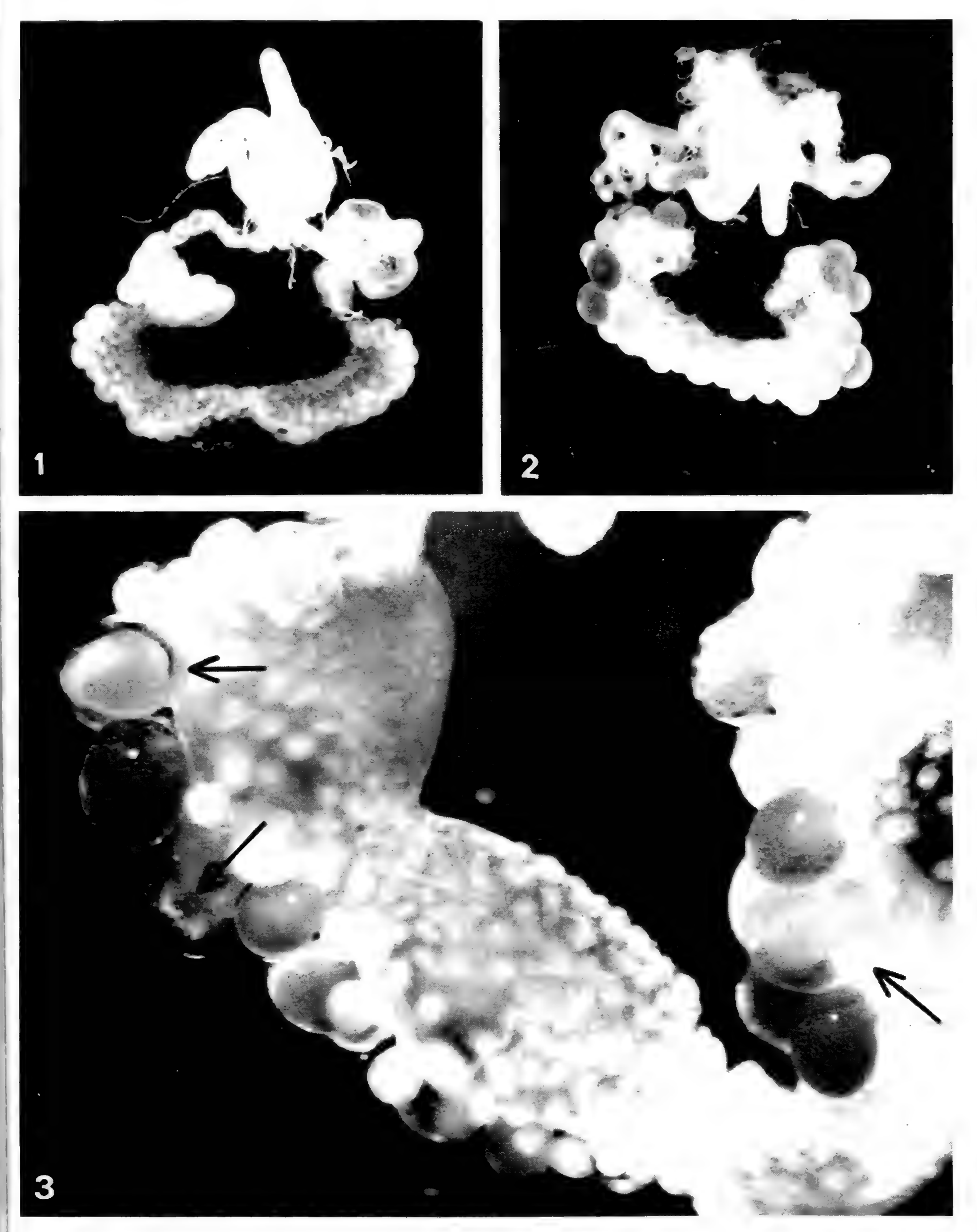


FIG. 1.

Ovaire de femelle vierge d'*O. moubata*, 2 jours après la nutrition. Les ovocytes sont petites, de couleur blanche; elles ne montrent pas encore de vitellus.

FIG. 2.

Ovaire de femelle vierge d'*O. moubata*, 10 jours après la nutrition. Certaines ovocytes ont grossies; elles contiennent du vitellus.

FIG. 3.

Portion d'un ovaire de femelle vierge d'*O. moubata*, 25 jours après la nutrition. Certaines ovocytes, chargées de vitellus, sont en dégénérescence (→).

3. Copulation after feeding, some times up to several months later, results in egg laying within about 10 days. In these cases, the copulation provokes and speeds up the vitellogenesis, probably due to a stimulation of the digestion of the food reserves present in the tick intestine. We would like to recall the fact, that it is possible to stimulate egg laying in a few ticks, which have taken their last meal in the nymphal stage.

4. Injection of homogenates of male sexual products as well as of living spermiophores into the body cavity of fed virgin females induces egg laying after 10 days. A delay between feeding and injection does not alter the normal interval for egg laying. This indicates that the male sexual products carry with them substances able to stimulate vitellogenesis.

5. It is possible that these stimulating substances act through endocrine cells of the central nervous system. Actually, egg laying has been observed after injection of homogenates of " active " brains from fed and fertilized females into fed and virgin females.

BIBLIOGRAPHIE

AESCHLIMANN, A. et H. HECKER. 1967. *Observations préliminaires sur l'ultrastructure de l'ovocyte en développement chez Ornithodorus moubata Murray (Ixodoidea, Argasidae).* Acta trop. 24: 225-243.

AESCHLIMANN, A. et H. HECKER. 1969. *Vitellogénese et formation cuticulaire chez l'œuf d'Ornithodorus moubata Murray (Ixodoidea, Argasidae). Etude au microsccpe électronique.* Acarologia (sous presse).

DIEHL, P. A. 1968. *Haemolymphen-Proteine und Vitellogenese bei Ornithodorus moubata.* Bull. Soc. Ent. Suisse. (Sous presse.)

N° 54. A. Aeschlimann, P. A. Diehl, G. Eichenberger, R. Immler et N. Weiss [1]. — *Les tiques (Ixodoidea) des animaux domestiques au Tessin* [2].

Institut Tropical Suisse, Bâle.

INTRODUCTION

En 1965, AESCHLIMANN et AL. établissaient un premier inventaire des espèces de tiques trouvées en Suisse et insistaient sur la nécessité d'intensifier les recherches

[1] Nous remercions le Dr P. C. Morel pour avoir revu les déterminations de notre collection.

[2] Ce travail a été réalisé grâce à l'appui financier du Fonds national suisse de la recherche scientifique (Requêtes N° 4086 et 4793).

à ce sujet. Depuis lors, plusieurs régions ont été étudiées; l'enquête du Tessin, où 4 expéditions ont été organisées, fait l'objet de notre communication.

La position géographique du canton du Tessin lui confère des traits climatologiques à caractères méditerranéens. Rien d'étonnant à ce qu'il abrite une faune d'Ixodides apparentée à celle d'Italie. Mais le voisinage des montagnes limite les distributions. Les hauts pâturages, où les hivers sont rigoureux et les étés secs, conviennent mal aux espèces répertoriées. Ainsi la partie nord du canton est-elle pauvre en tiques (carte 1). C'est donc dans le bas des vallées et sur les pentes méridionales qu'il faudra les chercher.

L'étude des tiques du Tessin est d'autant plus utile que les cas de piroplasmoses n'y sont pas rares. Les cinq espèces d'Ixodides récoltés sur les animaux domestiques du canton *(Dermacentor marginatus, Haemaphysalis punctata, Haemaphysalis sulcata, Ixodes ricinus* et *Rhipicephalus bursa)* sont les vecteurs potentiels de babésies. Cet aspect épidémiologique du problème fera l'objet d'une communication ultérieure (Aeschlimann et Büttiker, 1969).

Méthodes et résultats

Nous avons organisé quatre expéditions au Tessin, en Juin 1966, en Mars/Avril 1967, en Juillet 1967 et en Septembre 1967. Le canton a été systématiquement étudié, du Val Bedretto à la Vallée di Muggio, du Val Onsernone au Mesox. Pour récolter les Ixodides, nous avons utilisé trois méthodes.

1. Les animaux domestiques — chèvres, moutons, bétail et chiens — ont été soigneusement débarrassés de leurs tiques. Les chèvres nous ont livré un riche matériel. Vivant en semi-liberté, elles parcourent infatigablement les pentes des montagnes, pénètrent dans le sous-bois des forêts, se glissent dans les buissons, disparaissent dans les fougères et les hautes herbes. Elles ont donc toutes les chances de s'infester. Comme elles rentrent chaque soir à l'étable, il nous était alors facile de les « déparasiter ».

Quatre espèces d'Ixodides ont été trouvées sur les chèvres de l'Alpe de Lodano (Vallée de la Maggia): *Dermacentor marginatus* (localisé surtout entre les cornes), *Haemaphysalis punctata* (sur le dos et les flancs), *Haemaphysalis sulcata* (dos et flancs) et *Ixodes ricinus* (région anale, entre les pattes, sur le ventre et les mamelles, autour des yeux, c'est-à-dire partout où la peau est nue [1]. Sur cette Alpe, nous avons eu l'occasion de contrôler par deux fois, à 4 jours d'intervalle, le même lot de chèvres. Les résultats obtenus sont résumés dans le tableau 1. On constate que la réinfestation est rapide ce qui démontre que la région en question est riche en tiques et que les chèvres sont des hôtes favorables. Elles remplacent en quelque sorte le gros gibier devenu rare au Tessin.

---

[1] *R. bursa*, qui parasite aussi les chèvres, n'a pas été trouvé sur l'Alpe de Lodano (v. page 1048).

Les moutons sont beaucoup moins infestés que les chèvres quoiqu'ils fréquentent le même milieu. Cela est vraisemblablement dû à l'épaisseur de la laine qui empêche les tiques d'atteindre la peau.

Les bovins portent également des tiques. Leur degré d'infestation dépend de la nature des pâturages qu'ils occupent. En effet, les espèces rencontrées ne survivent guère sur les terrains à ciel ouvert et à herbes courtes. Elles ont besoin de broussailles, de ronces, d'une végétation riche et de moyenne hauteur qui les abritent pendant les métamorphoses et leur servent de support pour attendre l'hôte de passage. Si le bétail accompagne les chèvres, il ramènera des tiques. S'il pâture dans des champs clôturés et bien entretenus, il restera propre.

Tableau 1

Espèces et nombre de tiques récoltées sur le même lot de chèvres à deux dates différentes (Alpe de Lodano).

Contrôles	Espèces et nombre de tiques récoltées				Totaux et moyennes
	D. marginatus	*H. punctata*	*H. sulcata*	*I. ricinus*	
1. 4. 1967 (16 chèvres)	73♀ 78♂	30♀ 32♂ 8 N	3♀	116♀ 37♂	377 23 tiques/chèvre
5. 4. 1967 (15 chèvres)	43♀ 34♂	14♀ 17♂ 5 N	5♀ 9♂	65♀ 22♂ 2 N	216 14 tiques/chèvre

Le chien peut être l'hôte d'*I. ricinus* exclusivement. Les autres espèces « tessinoises » le dédaignent. Son degré d'infestation dépendra du milieu où il vagabonde. Les chiens des bergers sont évidemment les plus exposés.

Les animaux domestiques servent surtout d'hôtes aux nymphes et aux adultes. Ils ne portent que peu de larves. Comme les tiques restent longtemps sur leurs hôtes (quelques jours pour les femelles, les nymphes et les larves, quelques semaines pour les mâles), il est important de savoir si l'animal déparasité est un produit de l'élevage local ou s'il a été fraîchement importé, par exemple de l'Italie voisine. Dans la mesure du possible, nous avons questionné les propriétaires à ce sujet. Il apparaît que nous n'avons examiné que des animaux locaux; les tiques récoltées appartiennent donc bien à la faune du canton.

2. Les larves surtout, et parfois les nymphes, se gorgent principalement sur les rongeurs. Ceux-ci doivent donc être capturés. Malheureusement, nous n'avons

eu que peu de succès avec nos trappes durant l'année 1966/67. La découverte d'immatures sur les rongueurs indique que l'Ixodide en question a trouvé dans la région les conditions favorables à son évolution.

3. La recherche de tiques libres à l'aide d'un tissu clair (frotté ou flanelle) que l'on traîne sur la végétation, fournit d'utiles renseignements sur la densité d'une population en un lieu et à un moment précis. Ainsi reconnaît-on la nature des biotopes, ainsi mesure-t-on l'activité saisonnière d'un Ixodide. La présence de tiques libres sur les herbes ou dans les broussailles, comme la présence d'immatures sur les rongeurs, signifie que l'espèce est établie dans le pays. La méthode dite « du drapeau » nous a permis de capturer sur la végétation des adultes ou des immatures de *D. marginatus*, *H. punctata*, *H. sulcata* et *I. ricinus*. Seul *R. bursa* n'a pas encore été trouvé à l'état libre.

La liste de nos récoltes, ainsi que les lieux de captures sont indiqués sur la carte 1. Un travail exhaustif sur les tiques de Suisse reprendra les trouvailles d'autres auteurs.

Dermacentor marginatus (Sulzer, 1776)

Date	Lieu	Hôte	♀♀	♂♂	NN	LL
25. 6. 66	Buzza di Biasca	*Glis glis*				1
27. 6. 66	Biasca/Pianezza	*Apodemus sylvaticus*			1	10
29. 6. 66	Riveo	libre		1		
30. 6. 66	Biasca/Pianezza	*Apodemus sylvaticus*				1
30. 6. 66	Biasca/Pianezza	*Apodemus sylvaticus*				2
30. 3. 67	Riveo	libre	10	7		
30. 3. 67	Alpe Lodano	chèvres		36		
31. 3. 67	Alpe Mergoscia	chèvres	3	30		
1. 4. 67	Monte Ceneri	libre	1			
1. 4. 67	Alpe Lodano	16 chèvres	73	78		
1. 4. 67	Monte Ceneri	chèvres		2		
3. 4. 67	Vergeletto	chèvres	7	11		
4. 4. 67	Indemini	chèvres	1			
5. 4. 67	Alpe Lodano	libre	1	2		
5. 4. 67	Alpe Lodano	15 chèvres	43	34		
5. 4. 67	Alpe Lodano	chèvre	11	6		
5. 4. 67	Alpe Lodano	chèvre	11	7		
5. 4. 67	Alpe Lodano	chèvre	7	8		
5. 4. 67	Alpe Lodano	chèvre	30	38		
5. 4. 67	Alpe Lodano	mouton		1		
6. 4. 67	Cozzo	chèvres	3	3		
8. 4. 67	Lostallo	libre	1	1		
10. 4. 67	Biasca	chèvres	7	12		
11. 4. 67	Biasca	homme		1		
11. 4. 67	Aquila	chèvres	13	4		
12. 4. 67	Mesocco	chèvres	1	2		

Date	Lieu	Hôte	♀♀	♂♂	NN	LL
13. 4. 67	Biasca	chèvre		1		
13. 4. 67	Biasca	chèvre	2	4		
13. 4. 67	Biasca	libre	1			
13. 4. 67	Lavorgo	libre	1			
5. 7. 67	Lodano	libre				1
19. 9. 67	Alpe del Bonello	vache	3	5		
20. 9. 67	Alpe Lodano	vache		2	1	

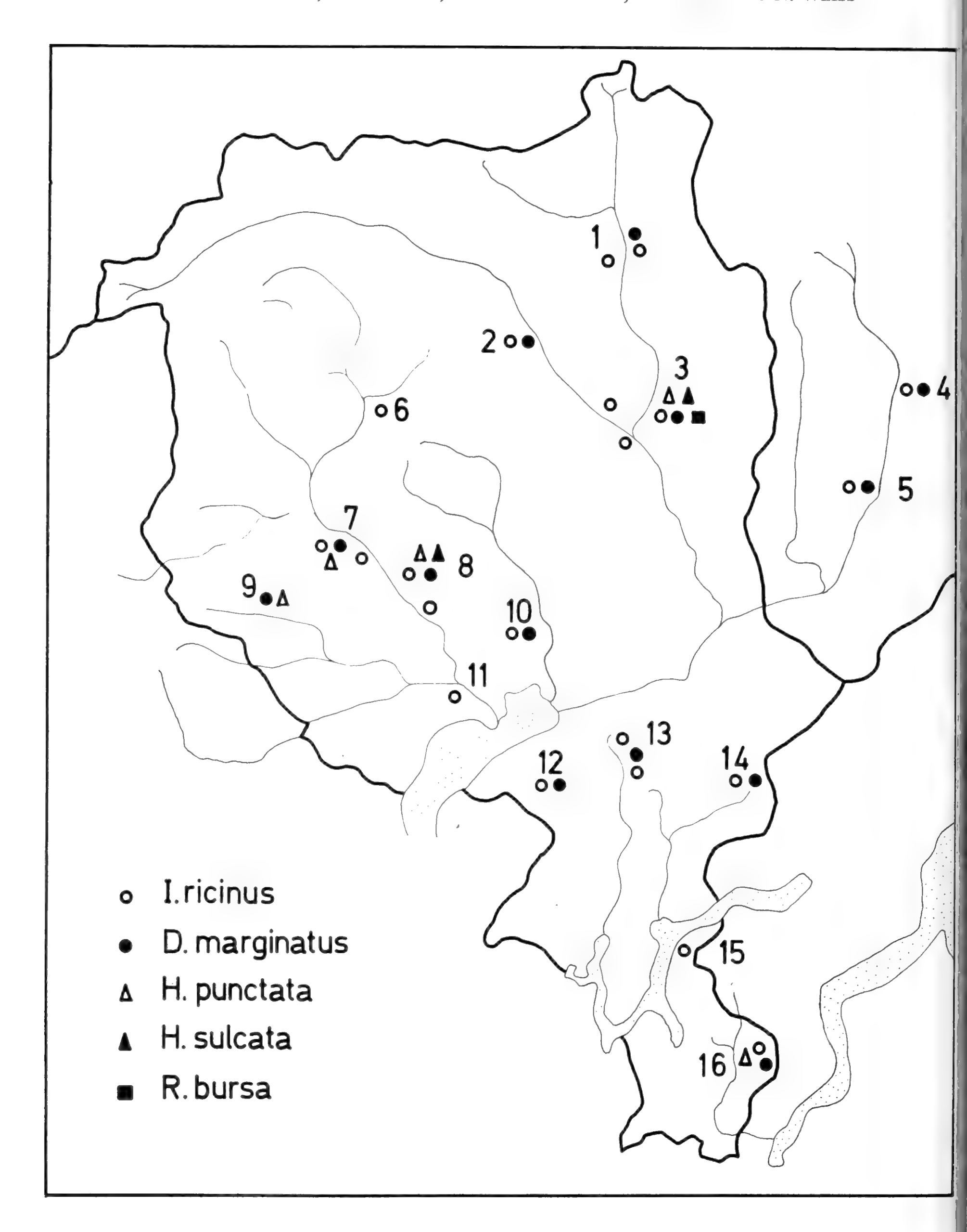
Les adultes de *D. marginatus* parasitent les animaux sauvages et domestiques de grande taille. Au Tessin, dans les régions où le gibier est inexistant, l'espèce survit sans difficulté là où vivent caprins et bovins. Les terrains rocheux, ensoleillés, riches en ronces et en broussailles, assez proches d'un filet d'eau, lui conviennent particulièrement. Elle disparaît pendant les grosses chaleurs de l'été. Dès que le climat devient plus rude, par exemple sur le versant nord des montagnes (avec neige persistante au printemps et peu de soleil en été), elle sera plus rare. Dans le reste de la Suisse, l'espèce existe (par exemple dans le canton du Valais, au niveau des abricotiers), mais ses exigences écologiques font que sa distribution est alors très localisée.

Les adultes se rencontrent au printemps et en automne, les immatures dans le courant de l'été. Le cycle s'étend vraisemblablement sur deux années.

D. marginatus avait déjà été signalé en Suisse par Bouvier (1956).

Haemaphysalis punctata (Koch, 1844)

Date	Lieu	Hôte	♀♀	♂♂	NN	LL
16. 6. 66	Biasca/Pianezza	libre			2	
29. 6. 66	Riveo	libre	1		1	
30. 3. 67	Alpe Lodano	chèvres	5	10	1	
1. 4. 67	Alpe Lodano	16 chèvres	30	32	8	
3. 4. 67	Vergeletto	chèvre		1		
5. 4. 67	Alpe Lodano	libre	3	2	12	
5. 4. 67	Alpe Lodano	15 chèvres	14	17	5	
5. 4. 67	Alpe Lodano	chèvre		1	1	
5. 4. 67	Alpe Lodano	chèvre		1		
5. 4. 67	Alpe Lodano	chèvre	2	3		
5. 4. 67	Alpe Lodano	chèvre	7	6		
5. 4. 67	Alpe Lodano	chèvre	2	3	20	
5. 4. 67	Alpe Lodano	mouton	1	1	2	
5. 4. 67	Alpe Lodano	homme		1		
10. 4. 67	Biasca	chèvres	6	4	25	
13. 4. 67	Biasca	chèvre			6	
13. 4. 67	Biasca	chèvre	1	3	16	
13. 4. 67	Biasca	libre		1		
5. 7. 67	Lodano	libre			1	2
19. 9. 67	Alpe del Bonello	vaches	6	1		
20. 9. 67	Alpe Lodano	vache		1		



Carte 1

Distribution des tiques des animaux domestiques au Tessin

1) Aquila (V. Blenio), 2) Chironico, 3) Biasca, 4) Mesocco, 5) Lostallo, 6) Broglio (V. Maggia), 7) Riveo (V. Maggia), 8) Lodano (V. Maggia), 9) Vergeletto (V. di Vergeletto), 10) Mergoscia (V. Verzasca), 11) Losone, 12) Indemini, 13) Monte Ceneri, 14) Cozzo (V. di Colla), 15) Pugerna, 16) Alpe del Bonello (V. di Muggio).

Dans notre travail de 1965, nous signalions pour la première fois cette espèce en Suisse. Nous avions alors souligné qu'elle n'existait qu'à un seul exemplaire dans notre collection. Celui-ci, endommagé, avait été découvert dans le matériel de démonstration de l'Institut Tropical Suisse. L'étiquette portait pour toute mention: Tessin, bœuf. Cette unique référence ne signifiait pas qu'*H. punctata* fusse rare en Suisse L'espèce est en effet répandue en France, en Italie et en Allemagne pour ne citer que des pays limitrophes. Nous pensions que son absence des collections de notre pays s'expliquait par le fait que la tique n'avait pas encore été suffisamment recherchée. Nos captures ont confirmé cette hypothèse. *H. punctata* existe au Tessin. Il n'y est pas rare. Il habite les mêmes biotopes que *D. marginatus :* terrains ensoleillés, ni trop secs ni trop humides, avec graminées, buissons, taillis et broussailles. Toutefois, sa distribution paraît plus limitée. L'espèce est absente des vallées peu ensoleillées (Alpe Mergoscia).

Les nymphes et les adultes se rencontrent surtout au printemps, ensemble sur le même hôte (chèvre). Il s'agit d'exemplaires ayant hiverné. Les larves sont actives en été (MOREL, manuscrit en communication). On note une certaine recrudescence du nombre des adultes en automne. Comme pour *D. marginatus*, le cycle dure de 18 à 24 mois.

Haemaphysalis sulcata (Canestrini et Fanzago, 1877)

Date	Lieu	Hôte	♀♀	♂♂	NN	LL
23. 6. 66	Biasca/Pianezza	chèvres et vaches	5			
10. 10. 66	Biasca	libre		1		
30. 3. 67	Alpe Lodano	chèvres	2	4		
1. 4. 67	Alpe Lodano	16 chèvres		3		
5. 4. 67	Alpe Lodano	15 chèvres	5	9		
5. 4. 67	Alpe Lodano	chèvre		1		
5. 4. 67	Alpe Lodano	chèvre		1		
5. 4. 67	Alpe Lodano	chèvre	4	1		
10. 4. 67	Biasca	chèvres	8	5		
13. 4. 67	Biasca	chèvres	5	11		

La présence d'*H. sulcata* en Suisse était inattendue. Il s'agit d'une espèce méditérranéenne dont la biologie est encore mal connue. Sa distribution en Europe ne s'étend guère au nord du 43[e] parallèle. Nos références sont donc parmi les plus septentrionales.

H. sulcata a été capturé en petit nombre dans des biotopes habités également par *D. marginatus* et *H. punctata*. Mais cette espèce a de plus strictes exigences écologiques. Elle est thermophile et xérophyte. Sa distribution chez nous est de ce fait très localisée. On la trouvera où pousse le châtaigner, sur des pentes sèches, chauffées par le soleil, où le rocher affleure. En effet, les fentes des rochers abritent

les lézards qui servent d'hôtes aux larves et aux nymphes d'*H. sulcata* (MOREL, manuscrit en communication). Comme nous n'avons pas chassé de reptiles, notre collection ne comporte aucun immature de cette espèce. Les adultes se gorgent sur les chèvres et le bétail. Ils sont surtout actifs de Mars à Juin.

Ixodes ricinus (Linné, 1758)

Date	Lieu	Hôte	♀♀	♂♂	NN	LL
14. 6. 66	Buzza di Biasca	libre	2			
14. 6. 66	Piazza di Torre	libre	1		1	
14. 6. 66	Ponto-Valentino	libre	2			
15. 6. 66	Monte Ceneri	libre			2	
16. 6. 66	Biasca/Pianezza	libre			1	
16. 6. 66	Biasca	chèvre	7			
18. 6. 66	Buzza di Biasca	libre		2		
20. 6. 66	Personico/Bodio	libre	1			
20. 6. 66	Pasquerio/Biasca	libre	2	1		
20. 6. 66	Buzza di Biasca	vache	4			
22. 6. 66	Biasca/Pianezza	libre			3	60
22. 6. 66	Lavorgo	libre	16	8	1	
23. 6. 66	Bironico	libre	1	1	17	
23. 6. 66	Biasca/Pianezza	chèvres et vaches	36	6		
24. 6. 66	Biasca/Pianezza	libre			1	50
26. 6. 66	Biasca/Pianezza	libre			2	40
26. 6. 66	Buzza di Biasca	chèvre	5	1		
27. 6. 66	Biasca/Pianezza	*Apodemus sylvaticus*				5
27. 6. 66	Biasca/ Sasso Carnone	libre		1	2	7
27. 6. 66	Biasca	libre	13	9	5	
29. 6. 66	Aurigeno	libre		2	1	
29. 6. 66	Riveo	libre		1	1	
29. 6. 66	Campagna	libre	1			
29. 6. 66	Losone	libre	20	8		
30. 6. 66	Biasca/Pianezza	chèvre	1			
30. 6. 66	Biasca/Pianezza	*Apodemus sylvaticus*			1	10
13. 10. 66	Losone	libre	1	3		
30. 3. 67	Alpe Lodano	chèvres	34	22		
30. 3. 67	Alpe Lodano	mouton	1			
30. 3. 67	Losone	libre	1	1		
31. 3. 67	Alpe Mergoscia	chèvres	1			
1. 4. 67	Alpe Lodano	16 chèvres	116	37		
1. 4. 67	Monte Ceneri	chèvres	1			
1. 4. 67	Monte Ceneri	libre			1	
4. 4. 67	Indemini	chèvres	1			
5. 4. 67	Alpe Lodano	15 chèvres	65	22		
5. 4. 67	Alpe Lodano	chèvre	21	3		
5. 4. 67	Alpe Lodano	chèvre	5			

Date	Lieu	Hôte	♀♀	♂♂	NN	LL
5. 4. 67	Alpe Lodano	chèvre	8	4		
5. 4. 67	Alpe Lodano	chèvre	11	4		
5. 4. 67	Alpe Lodano	chèvre	1		2	
5. 4. 67	Alpe Lodano	mouton	4		9	
5. 4. 67	Alpe Lodano	libre	1		14	
6. 4. 67	Cozzo (Val Colla)	chèvres	1			
8. 4. 67	Lostallo	libre	1	1	1	
10. 4. 67	Biasca	chèvres	12	2	6	
12. 4. 67	Mesocco	chèvres	1	1		
13. 4. 67	Biasca	chèvre	2	1	15	
13. 4. 67	Biasca	chèvre	2	1	2	
13. 4. 67	Biasca	chèvre			1	
13. 4. 67	Biasca	libre	2	1		
13. 4. 67	Lavorgo	libre	1			
5. 7. 67	Lodano	libre	2	2	26	9
13. 7. 67	Col des Neiges/ Indemini	libre	1	1		
14. 7. 67	Someo	libre		1	1	
21. 7. 67	Lostallo	libre		1		
17. 9. 67	Alpe Personico	chèvres	51	21		
18. 9. 67	Alpe di Pugerna	vaches	6	1		
18. 9. 67	Alpetto Pugerna	vaches	11	2	1	
18. 9. 67	Alpetto Pugerna	chèvres	9	3		
18. 9. 67	Alpetto Pugerna	chien	1			
19. 9. 67	Alpe del Bonello	chèvres	1	1		
20. 9. 67	Alpe Lodano	chien	3	1		
20. 9. 67	Alpe Lodano	chèvre	16	6		
20. 9. 67	Alpe Lodano	vaches	197	121		
? 67	Alpe Pugerna	chèvres et vaches	16	10		

I. ricinus est de loin la tique la plus répandue en Suisse, comme d'ailleurs dans toute l'Europe. Son aire de distribution s'étend de l'Atlantique à la Russie. Elle existe également en Afrique du Nord.

La tique se gorge du sang de divers hôtes. On rencontre les adultes et les nymphes côte à côte sur des mammifères de moyenne ou grande taille, domestiques ou sauvages. Les larves piquent les rongers.

Au Tessin, *I. ricinus* parasite les chèvres, les moutons, les chiens et le bétail. On trouve l'espèce en grand nombre sur la végétation, le long des sentiers utilisés par les troupeaux, à la lisière des forêts, sur les ronces et les fourrés, sur les fougères et les graminées. Elle est rare dans les pâturages à herbe rase. Il lui faut, pour survivre, l'abri d'îlots de végétation dense où l'humidité de l'air reste haute malgré les fluctuations extérieures. Aussi son aire de distribution s'arrête-t-elle entre 1000 et 1300 mètres, avec les derniers arbustes et les derniers buissons. Dans les régions à caractère sec, la répartition d'*I. ricinus* sera localisée en fonc-

tion de la présence de petits refuges humides: aux abords d'une source temporaire, dans des dépressions gardant l'eau, etc. Elle s'accommode de zones à température moyenne basse.

Les adultes et les nymphes sont fréquents au printemps. En été, leur nombre baisse et celui des larves augmente. Une recrudescence de l'activité des adultes s'observe en automne.

La présence en Suisse d'*I. ricinus* était depuis longtemps connue (BOUVIER, 1956).

Rhipicephalus bursa (Canestrini et Fanzago, 1877)

Date	Lieu	Hôte	♀♀	♂♂	NN	LL
23. 6. 66	Biasca Pianezza	chèvres et vaches	4	4		
10. 4. 67	Biasca Pianezza	chèvre	6	3	10	
13. 4. 67	Biasca Pianezza	chèvre		1		

La découverte de cette tique au Tessin est une surprise. Nous avions songé d'abord à une importation temporaire. Mais la présence d'adultes et d'*immatures*, 10 mois après notre première récolte, sur les chèvres de la même étable, ne laisse aucun doute sur son établissement dans la région. Nos références sont insuffisantes (nous n'avons aucune capture d'exemplaires libres) pour expliquer la présence de *R. bursa* à Biasca. Mais on doit admettre, qu'à la suite d'une importation, cette espèce aux exigences écologiques de type méditerranéen a trouvé dans cet endroit, au voisinage immédiat d'animaux domestiques, le milieu microclimatique nécessaire à sa survie. Une telle niche écologique est évidemment limitée. Elle ne permet ni le développement, ni l'extension rapide d'une grosse population de tiques. Mais si l'on songe au rôle de vecteur que joue *R. bursa*, la reconnaissance d'une telle colonie peut être d'importance.

RÉSUMÉ

Les tiques des animaux domestiques du Tessin (caprins, ovins et bovins) ont été étudiées au cours de quatre expéditions organisées en 1966 et 1967. Cinq espèces ont été récoltées dont deux sont nouvelles pour la Suisse.

I. ricinus est la tique la plus fréquente et la plus largement répandue car elle montre une grande tolérance écologique et elle s'accommode du sang d'hôtes variés. Tous les îlots de végétation dense, tous les maquis lui serviront de refuge. Seuls les champs cultivés limiteront son extension. En altitude, l'espèce disparaîtra avec les derniers buissons.

D. marginatus est moins répandu qu'*I. ricinus* mais son aire de distribution semble couvrir tout le canton. Il montera moins haut dans les montagnes et sera

moins fréquent dans les vallées peu ensoleillées et trop humides. Dans les endroits pierreux, les ronces, les arbustes et les hautes herbes lui conviennent spécialement.

H. punctata, dont la présence au Tessin, jusqu'alors douteuse, a été largement confirmée, habite des biotopes semblables à ceux de *D. marginatus*. Toutefois, cette espèce sera absente des vallées reculées. Il lui faut pour survivre un minimum de chaleur plus élevé que celui dont a besoin *D. marginatus*. C'est pourquoi la répartition des deux espèces ne coïncide pas forcément.

H. sulcata est signalé pour la première fois en Suisse. Sa distribution reste localisée à des zones chaudes et sèches. Il habite les endroits bien ensoleillés, de caractère rocheux. On peut considérer cette espèce méditerranéenne comme « égarée » au Tessin. Son cas se rapproche de celui de *R. bursa*.

R. bursa est une autre espèce méditerranéenne découverte pour la première fois en Suisse. Comme *H. sulcata*, cette tique trouve vraisemblablement au Tessin sa distribution la plus septentrionale. Ses exigences écologiques font qu'elle ne pourra vivre que retranchée dans d'étroites niches où elle passera sans dommage les rigueurs de l'hiver.

Zusammenfassung

Im Laufe von vier Expeditionen in den Jahren 1966 und 1967 wurden die Zecken der Haustiere (Rinder, Schafe und Ziegen) des Tessins studiert. Fünf Arten wurden gefunden, davon sind zwei neu für die Schweiz.

I. ricinus ist die häufigste und weitest verbreitete Zecke, da sie eine grosse ökologische Toleranz und ein weites Wirtsspektrum besitzt. Man findet sie vorallem im Unterholz und auf Sträuchern. Kultivierte Flächen begrenzen ihre Ausbreitung. In der Höhe verschwindet sie mit den letzten Gebüschen.

D. marginatus ist weniger häufig als *I. ricinus*, scheint aber im ganzen Kanton vorzukommen. Im Gebirge steigt er weniger hoch. In schwach besonnten und sehr feuchten Tälern ist er seltener. In steinigen Gegenden bevorzugt er besonders Dornsträucher, Stauden und hohes Gras.

Das Vorkommen von *H. punctata* wurde bestätigt. Diese Art bewohnt Biotope, die denen von *D. marginatus* ähnlich sind. Jedoch fehlt sie in abgelegenen Tälern. Zum Überleben benötigt sie etwas mehr Wärme als *D. marginatus*. Deshalb fällt die Verbreitung beider Arten nicht immer zusammen.

Die mediterrane Art *H. sulcata* wurde zum ersten Male in der Schweiz gefunden. Ihre Verbreitung bleibt auf die warmen und trockenen Zonen beschränkt. Sie bewohnt gut besonnte, steinige Gebiete.

Eine weitere mediterrane Art, *R. bursa*, wurde erstmals in der Schweiz gefunden. Im Tessin liegt, wie für *H. sulcata*, ihr nördlichstes bisher bekannte Verbreitungsgebiet. Ihre ökologischen Ansprüche bewirken, dass sie nur isoliert in kleinen Nischen zu leben vermag.

Summary

Ticks from domestic animals in the Tessin (cattle, sheep and goat) have been studied in the course of four expeditions in 1966 and 1967. Five species were collected, two of which are new for Switzerland.

I. ricinus is the most frequent and widespread species, because it shows a wide ecological tolerance and accepts a variety of hosts. It is especially found in underwood and on bushes. Cultivated land limits its extension. In altitude it disappears with the last shrubs.

D. marginatus is less widespread than *I. ricinus* yet it seems to be distributed throughout the canton. It is found at lower altitude in the mountain and is less frequent in shady and damp valleys. In stony areas it prefers bramble, shrubs and long grass.

The occurrence of *H. punctata* has now been confirmed. This species lives in similar habitats as *D. marginatus*. However, it is absent from distant valleys. For survival it needs some more warmth than *D. marginatus*. Consequently the distribution of the two species does not necessarily coincide.

The mediterranean species of *H. sulcata* is reported for the first time from Switzerland. Its distribution is localised in warm, dry zones. It lives in sunny and stony areas.

Another mediterranean species, *R. bursa*, was discovered for the first time in Switzerland. Like *H. sulcata* this tick occurs in the Tessin at its northernmost distribution limit yet known. Its ecological needs are such that it can only survive in restricted niches.

BIBLIOGRAPHIE

AESCHLIMANN, A. et W. BÜTTIKER. 1969. *Les tiques (Ixodoidea) sont-elles des vecteurs de maladies en Suisse ?* Bull. Soc. Ent. suisse. (Sous presse).

AESCHLIMANN, A. et al. 1965. *A propos des tiques de Suisse (Arachnoidea, Acarina, Ixodoidea)*. Rev. suisse Zool. 72: 577-583.

BOUVIER, G. 1956. *Ektoparasiten schweizerischer Wildsäugetiere.* Jena, G. Fischer, 18 pp. (Parasitologische Schriftenreihe, Heft 4).

MOREL, P. C. *Les tiques de l'Afrique et du bassin méditerranéen.* (Manuscrit en communication.)

Nº 55. **P. Baumann** und **P. S. Chen,** Zürich. — Alterung und Proteinsynthese bei *Drosophila melanogaster* [1]. (Mit 2 Textabbildungen und 1 Tabelle.)

Zoologisch-vergl. anatomisches Institut der Universität Zürich.

Einleitung

Über die morphogenetische Bedeutung des Proteinstoffwechsels bei Insekten liegen zahlreiche Untersuchungen vor (für Literatur, siehe Chen, 1966). Besonders zur Zeit der Metamorphose finden tiefgreifende Veränderungen in der Synthese der Proteine statt. In welcher Beziehung diese synthetische Aktivität mit dem Alterungsprozess der Adultfliegen steht, ist weitgehend unbekannt. In einer Arbeit stellten Clarke und Smith (1966) fest, dass bei *Drosophila subobscura* die Inkorporation von ^{14}C-Leucin in die Proteine bei 60 Tage alten Adultmännchen doppelt so gross ist, wie bei 20 Tage alten. Dieser Befund widerspricht aber der Tatsache, dass die adulte Differenzierung nach dem Schlüpfen noch nicht abgeschlossen und die damit zusammenhängende Proteinsynthese in den jungen Imagines besonders intensiv ist (siehe z.B. Nowosielski und Patton, 1965). Deshalb scheint es uns wünschenswert, die Ergebnisse von Clarke und Smith (1966) mit einer andern Methode bei *Drosophila melanogaster* nachzuprüfen.

Ein häufig verwendetes Verfahren für die Analyse der Proteinsynthese besteht in der Bestimmung der Radioaktivität in den Proteinen nach Injektion markierter Aminosäuren. Da die Poolgrösse der freien Aminosäuren zwischen jungen und alten Fliegen verschieden ist, benützen wir in der vorliegenden Untersuchung die von Hearon (siehe Appendix in Dinamarca und Levenbook, 1966) abgeleitete kinetische Gleichung für die Berechnung der Syntheserate. Als metabolisch aktive Aminosäuren wurden α-Alanin und Glycin, als inaktive Lysin gewählt. Das Lysin ist essentiell für *Drosophila,* während Alanin und Glycin den nichtessentiellen Aminosäuren angehören (Chen 1962). Wie im folgenden beschrieben wird, fanden wir im Gegensatz zu Clarke und Smith (1966) eine wesentlich höhere Inkorporation bei allen drei Aminosäuren in die Proteine der jüngeren Adultmännchen. Wir beschränken uns hier auf das wesentliche Ergebnis; ein ausführlicher Bericht der vorliegenden Arbeit soll später veröffentlicht werden.

---

[1] Ausgeführt und herausgegeben mit Unterstützungen durch den Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung und die Karl-Hescheler-Stiftung.

Material und Methode

Es wurde ein +/+-Stamm von *Drosophila melanogaster* bei 25° C und 60% Luftfeuchtigkeit auf Standardfutter gehalten. Um den Einfluss der Proteinsynthese bei der Eireifung auszuschliessen, wurden nur Männchen verwendet. Die jungen Männchen hatten ein Alter von 3 Tagen, die alten von 50 Tagen. Bei diesen Zuchtbedingungen ist ein maximales Alter von ca. 70 Tagen erreichbar. Da die Mortalität von 40 Tagen an stark zunimmt, mussten wir uns auf 50 Tage beschränken, um noch genügend Tiere für unsere Untersuchung zu haben.

Mit einer selbst konstruierten Injektionsmaschine wurde pro Tier ca. 0,03 µl Aminosäurelösung mit einer Konzentration von 0,7—1,0 mc/mM injiziert. Die spezifische Aktivität der uniform mit ^{14}C markierten Aminosäuren betrug 85—180 mc/mM. Wegen der Kleinheit der Tiere wurden immer 4 Fliegen für eine Probe zusammengenommen. Die Proben wurden 0, 30, 60, 90 und 120 min. nach der Injektion genommen.

Die Fliegen wurden homogenisiert und die Proteine mit 300 µl 0,3 n Perchlorsäure (100° C) gefällt. Die Proteine wurden 4 mal mit 300 µl Perchlorsäure und 2 mal mit Äther-Äthanol (1:3) gewaschen und in 300 µl konz. Ameisensäure gelöst. 10% der Proteinlösung wurden für die direkte Bestimmung der Aktivität verwendet. 60% wurden zur Bestimmung der Proteinmenge mittels Biuretreaktion verwendet. 30% wurden mit 6n HCl (12 h bei 110° C) hydrolysiert und die Aminosäuren mit der Hochspannungselektrophorese aufgetrennt (8% Ameisensäure, pH 2,0, 2500 V, 100 min.). Die Flecken der zu testenden Aminosäure (für Sichtbarmachung siehe unten) wurden mit 60%igem Methanol eluiert und nach dem Eindampfen auf ca. 0,5 ml zur Aktivitätsmessung auf Planchets aufgetragen.

Die freien Aminosäuren in der überstehenden Lösung nach Fällung der Proteine wurden mit KOH neutralisiert und bis zur Trockenheit eingedampft. Mit 80%igem Äthanol wurden die Aminosäuren aus dem bei der Neutralisation entstandenen und in Wasser schwerlöslichen Kaliumperchlorat herausgewaschen. Jede Probe wurde halbiert und jede Hälfte separat mittels Hochspannungselektrophorese in die einzelnen Aminosäuren aufgetrennt. Die eine Hälfte diente zur Bestimmung der Aktivität des Aminosäurepools, die andere Hälfte zur Bestimmung der Poolgrösse. Die Aminosäuren wurden mit 0,005% Ninhydrin in Äthanol gerade sichtbar gemacht und die für die Aktivitätsmessung bestimmten Flecken der zu untersuchenden Aminosäure ausgeschnitten, in 60%igem Methanol eluiert und auf Planchets aufgetragen. Der Rest des Pherogramms wurde mit einem Cadmium-Ninhydrinreagens nach Atfield und Morris (1961) entwickelt, und die zu testenden Aminosäureflecken mit 5 ml Methanol eluiert und bei 500 mµ mit einem Spektralphotometer (Beckman Modell DU) gemessen. Die Aktivitäten wurden mit einem Gasdurchflusszähler ohne Fenster der Firma Nuclear-Chicago gemessen.

Ergebnisse und Diskussion

Wie Abbildung 1 darstellt, bleibt die Turnover-Rate des freien Lysins mindestens zwei Stunden nach der Injektion konstant. Das gleiche gilt für die Inkorporation in die Proteine. Die Neigungen der linearen Kurven in Abbildung 1 ergeben die Turnover-Raten *Ka*, die aus der Gleichung $Ka = -\frac{a}{t} \ln \frac{q(t)}{q(o)}$ berechnet worden sind (a = Lysinpool, $q(o)$ = Injektionsdosis, $q(t)$ = Aktivität des Pools zur Zeit t). Die Mittelwerte aus 22—23 Einzelmessungen sind $0{,}329 \times 10^{-3}$ µM/h/Tier für 3-tägige Adultmännchen und $0{,}185 \times 10^{-3}$ µM/h/Tier für 50-tägige.

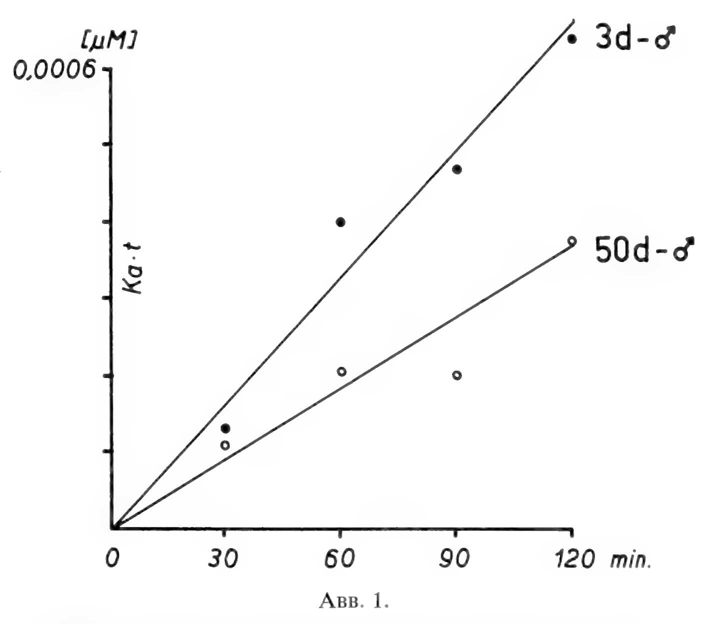


Abb. 1.

Abbau des freien Lysins bei 3- und 50-tägigen Adultmännchen.
Ordinate: Abbaurate in µM pro Tier. Abszisse: Zeit in Mintuen nach der Injektion.

Die entsprechenden Einbauraten *Kp* für die Inkorporation des Lysins in die Proteine, die ebenfalls aus der Neigung der Kurven in Abbildung 2 ersichtlich sind und aus der Gleichung $Kp = \frac{p(t) \,.\, Ka}{q(o) - q(t)}$ ermittelt werden konnten ($p(t)$ = Aktivität des in die Proteine eingebauten Lysins), sind $0{,}218 \times 10^{-3}$ und $0{,}117 \times 10^{-3}$ µM/h/Tier für 3- und 50-tägige Fliegen. Ganz ähnliche Resultate erhielten wir für die Aminosäuren α-Alanin und Glycin. Um die oben erhaltenen Ergebnisse unabhängig von der Körpergrösse darzustellen, haben wir die Einbaurate pro mg Protein umgerechnet. Die Werte für alle drei getesteten Aminosäuren

sind in Tabelle 1 zusammengestellt. Wie aus dieser Tabelle ersichtlich ist, beträgt die Einbaukonstante der 50-tägigen Männchen bloss 36,9—41,8% derjenigen der 3-tägigen Tiere.

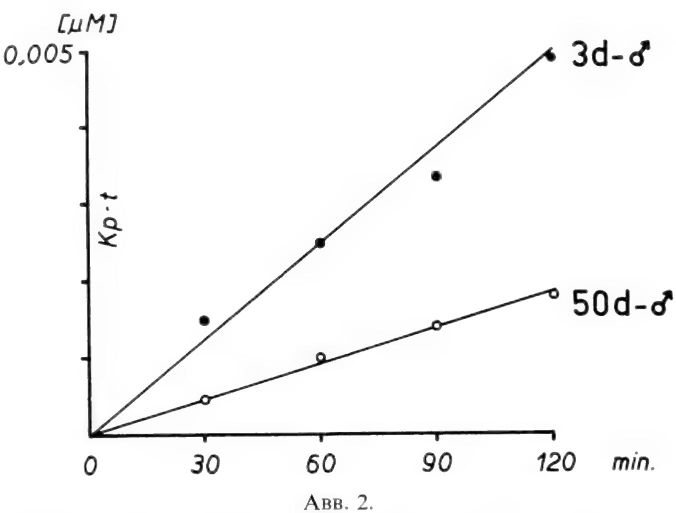


ABB. 2.

Einbau des freien Lysins in die Proteine der 3- und 50-tägigen Adultmännchen.
Ordinate: Einbaurate in µM pro mg Protein. Abszisse: Zeit in Minuten nach der Injektion.

TABELLE 1

Einbau der Aminosäuren Lysin, Glycin und Alanin in die Proteine.

Alter der Männchen	Einbaukonstante *Kp* (µM/h/mg Protein) × 10^{-3}					
	Lysin		Glycin		Alanin	
	n	M ± M.F.	n	M ± M.F.	n	M ± M.F.
3 Tage	22	2,508 ± 0,228	24	8,176 ± 0,202	24	6,640 ± 0,3784
50 Tage	23	0,923 ± 0,0904	23	3,422 ± 0,107	24	2,579 ± 0,0824
$\frac{\text{50d-Männchen}}{\text{3d-Männchen}} \times 100$	36,9		41,8		38,9	

n = Anzahl der Messungen, M = Mittelwert, M.F. = Mittler Fehler.

Bisher haben wir lediglich 3- und 50-tägige Adultmännchen für die Untersuchung gebraucht. Unsere Ergebnisse deuten darauf hin, dass bei *Drosophila melanogaster* sowohl die Turnover-Rate als auch die Inkorporation der freien Aminosäuren in die Proteine mit zunehmendem Adultalter abnehmen. Nach einer persönlichen Mitteilung von L. LEVENBOOK wurde ein weitgehend ähnliches Ver-

halten zwischen 5—6 und 37—40 Tage alten Adultmännchen bei *Phormia regina* beobachtet. Bei *Acheta domesticus* stellten Nowosielski und Patton (1965) eine rasche Abnahme der Hämolymphe-Proteine, Aminosäuren und Lipide in den ersten 15 Tagen des Adultlebens fest, was auf eine intensive Proteinsynthese der jungen Tiere zurückzuführen ist. Untersuchungen an weiteren Insektenarten sollen beweisen, ob die vorliegende Beobachtung eine allgemeine Gültigkeit hat.

Résumé

Les auteurs font l'étude cynétique de l'incorporation aux protéines de lysine, d'α-alanine et de glycine marquées au Carbone 14, chez des mâles de *Drosophila melanogaster* âgés de 3 jours et de 50 jours. En employant les équations de Hearon publiées dans Dinamarca & Levenbook (1966), on trouve que le rythme de production (Ka) et la vitesse d'incorporation aux protéines (Kp) diminuent sensiblement tous les deux avec l'âge. Les taux d'incorporation par mg de protéine chez les mouches âgées n'est que 36.9 à 41.8% de ce qu'il est chez les plus jeunes, pour les 3 acides aminés essayés.

Summary

A kinetic study of the utilization and incorporation into proteins of ^{14}C-labelled lysine, α-alanine and glycine in 3- and 50-day-old adult males of *Drosophila melanogaster* was carried out. By employing the equations of Hearon as published by Dinamarca and Levenbook (1966) it was found that both the rates of turnover (*Ka*) and incorporation into proteins (*Kp*) decrease distinctly with ageing. The incorporation rates per mg protein in older flies amount to only 36.9 to 41.8% of those in the younger ones for the three amino acids tested.

LITERATUR

Atfield, G. N. und C. J. R. Morris. 1961. *Analytical separation by high-voltage paper electrophoresis.* Biochem. J. 81: 606-614.

Chen, P. S. 1962. *Free amino acids in insects. In "Amino Acid Pools"* (J. T. Holden, ed.), pp. 115-138. Elsevier, Amsterdam.

— 1966. *Amino acid and protein metabolism in insect development.* Adv. Insect Physiol. 3: 35-132.

Clarke, J. M. und J. M. Smith. 1966. *Increase in the rate of protein synthesis with age in Drosophila subobscura.* Nature 209: 627-629.

Dinamarca, M. L. und L. Levenbook. 1966. *Oxidation, utilization, and incorporation into protein of alanine and lysine during metamorphosis of the blowfly Phormia regina (Meigen).* Arch. Biochem. Biophys. 117: 110-119.

Nowosielski, J. W. und R. L. Patton. 1965. *Variation in the haemolymph protein, amino acid, and lipid levels in adult house crickets, Acheta domesticus L., of different ages.* J. Insect Physiol. 11: 263-270.

N° 56. R. Brun. — Beitrag zur Kenntnis der Dynamik im Federkeim. (Mit 6 Abbildungen.)

Zoologische Anstalt der Universität Basel (Prof. A. Portmann).

Seit den Arbeiten von LILLIE F. R., FRAPS R. M., JUHN M. und anderen Autoren der sogenannten Chicagoer Schule, die in den Jahren 1932 bis 1940 entstanden, und der Arbeit von ESPINASSE P. G. 1939 stehen sich zwei Theorien über das Geschehen im Federkeim gegenüber, die einander in wesentlichen Punkten ausschliessen. Anlass zu den Auseinandersetzungen gaben vor allem die verschiedenen Auffassungen über die Existenz einer tangentialen Bewegung im Federkeim während des axialen Wachstums. Die Frage nach der tangentialen Bewegung im Federkeim ist wichtig, weil sie das Problem der Schrägstellung der Leisten in der Federanlage betrifft. Diese Leisten, aus denen im Verlaufe der Federbildung die Federäste, sowie die Bogen- und Hakenradien entstehen, werden aus einem die mesodermale Papille einfassenden Epidermiszylinder gebildet. Dieser Epidermiszylinder, der sogenannte Kragen, besteht aus teilungsfähigen Zellen. Dieses Gewebe baut, von der Basis des Follikelkeimes her, die Feder und die diese Feder zuerst einhüllende Hornscheide auf; Fig. 1 verdeutlicht die Situation.

Beachtenswert ist in dieser Figur vor allem die Stellung der vom Kragen schon gebildeten Leisten: sie stehen alle parallel zur Hauptachse des Keimes. Eine Federanlage, wie sie in Fig. 1 dargestellt ist, wird radiärsymmetrisch Dunenfedern bilden, wie sie zum Beispiel bei Gallus dom. zu finden sind. Die Dynamik in einem so gestalteten Keim zu verstehen, stösst auf keine grossen Hindernisse: Die Leisten werden vom Kragengewebe ständig verlängert bis der Keim ihre Bildung einstellt und als Abschluss der Dunenfeder eine kleine Spule entsteht, an der die Dunenäste festgewachsen sind.

Die Schwierigkeiten beginnen im Moment wo der Keim dazu übergeht, den Federschaft der adulten Konturfeder zu bilden. Die Anlage dieses Schaftes im Keim macht sich so bemerkbar, dass in einem festgelegten Gebiet des Kragens keine Leisten mehr entstehen. Die radiärsymmetrische Federanlage wird damit bilateralsymmetrisch. Fig. 2 gibt einen Querschnitt durch einen Federkeim, der eben begonnen hat, eine Schaftanlage auszubilden.

Diese Schaftanlage dehnt sich während des axialen Wachstums des Keimes, im Querschnitt betrachtet, bis zu einer bestimmten Position aus und behält in der Folge diese Ausdehnung mehr oder weniger bei, um dann gegen Ende der Federbildung den ganzen Umfang des Keimes zu beanspruchen. Es entstehen zu diesem späten Zeitpunkt der Federentwicklung keine Leisten mehr sondern die Spule der Feder, mit der diese im Follikel des Vogels verankert ist.

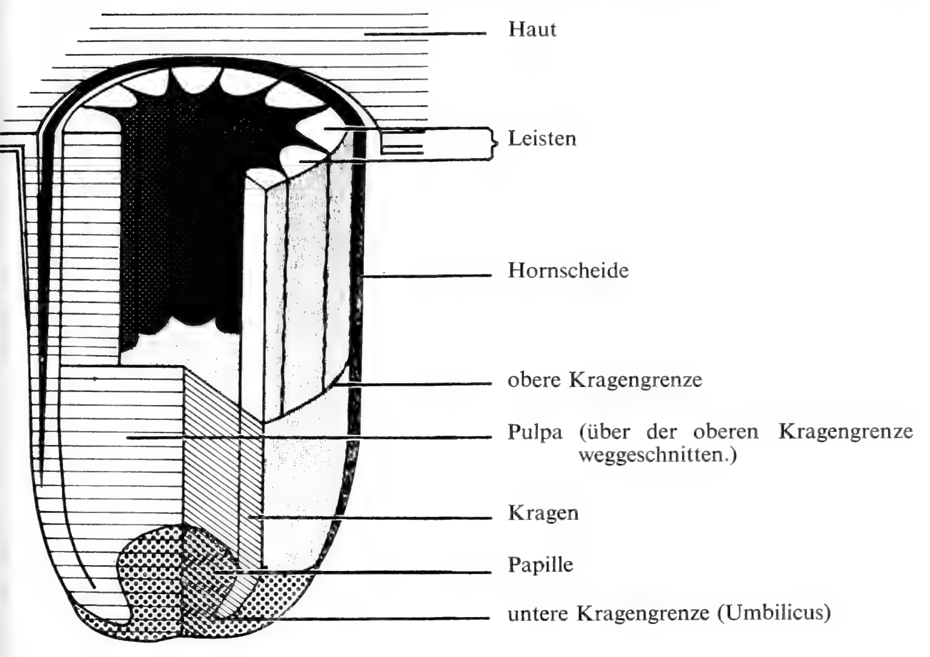

Haut
Leisten
Hornscheide
obere Kragengrenze
Pulpa (über der oberen Kragengrenze weggeschnitten.)
Kragen
Papille
untere Kragengrenze (Umbilicus)

FIG. 1.

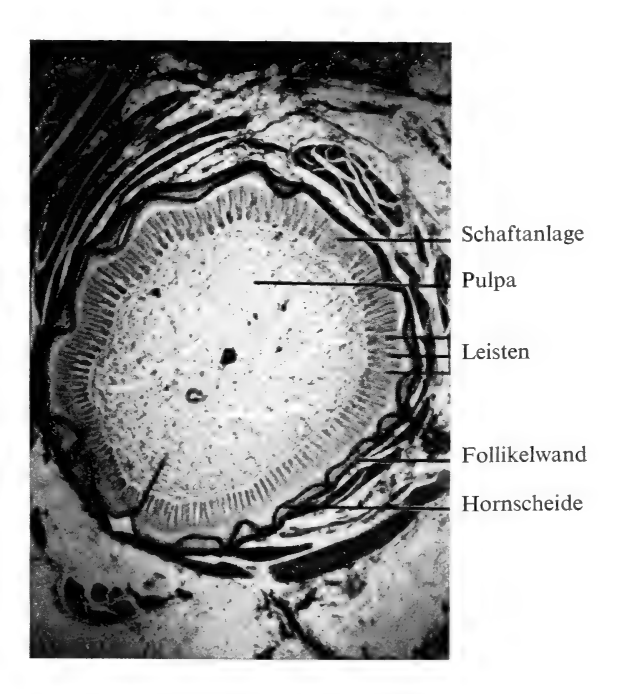

Schaftanlage
Pulpa
Leisten
Follikelwand
Hornscheide

FIG. 2.

Betrachten wir vorerst jedoch die Situation, in der die Schaftanlage im Keim erscheint. Unabhängig davon, dass sich die Schaftanlage während einer gewissen Zeit im Keim vergrössert, stellen wir fest, dass sie distal im Querschnitt immer weniger ausgedehnt erscheint als gegen die Kragenzone des Keimes zu. Schneiden wir den zylinderförmigen Federkeim entlang jener Mantellinie auf, die dem Schaft gegenüberliegt, und wickeln wir den Zylindermantel in die Ebene ab, so ergibt sich die Situation, wie sie in Fig. 3 dargestellt ist.

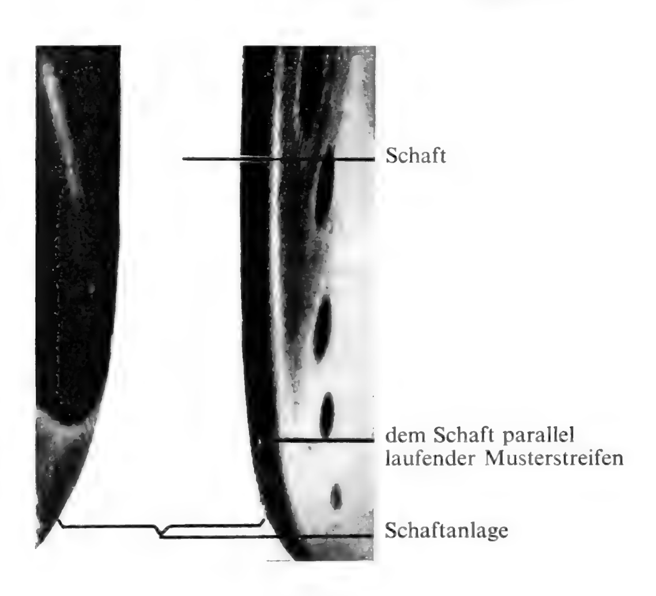


Fig. 3.

Es stellt sich die Frage, was mit den Leisten, die vor dem Erscheinen des Schaftes alle parallel zur Hauptachse des Keimes standen, passiert. An dieser Stelle gehen die Meinungen auseinander.

In der ersten Fassung der sogenannten „Concrescence Theorie" von Lillie, F. R. und Juhn, M., 1932, vertraten die Autoren die Ansicht, es gäbe während des axialen Wachstums in der Federanlage noch eine tangentiale Bewegung in der Weise, dass ein Gewebestrom von der dem Schaft gegenüberliegenden Seite auf diesen zufliessen würde, und der Schaft geradezu aus dem Zusammentreffen dieser beiden Gewebeströme entstehen würde. Sie nahmen weiter an, dass auf eben diesen Gewebeströmen aus Leistenanlagen die Leisten entständen. Sie führten die Schrägstellung der Leisten und die Entstehung des Schaftes auf das Zusammenwirken dieser beiden Bewegungen im Keim zurück.

Fraps, R. M. und Juhn, M., 1936, gaben diese Art von „Concrescence Theorie" aus Gründen, die hier nicht weiter erörtert werden können, auf, und erwähnten drei Möglichkeiten zum Verständnis der Leistenschrägstellung, von

denen sie besonders eine als die wahrscheinlichste herausstellten. Dem Schaft gegenüber liegt im Federkeim eine Zone, die in der Literatur als ventrales Dreieck bezeichnet wird. Für diese Zone ist wesentlich, dass hier keine Leisten entstehen, so dass das Kragengewebe ein leistenfreies „Dreieck" bildet. FRAPS und JUHN waren der Meinung, dass dieses Dreieck, ähnlich einer *vis a tergo*, Leisten zu beiden Seiten abgeben würde, so dass die tangentiale Bewegung durch diese Bildung von neuen Leisten durch das ventrale Dreieck hätte zustande kommen sollen. Die Schule von Chicago hatte sich immerhin zu dieser Zeit schon während vier Jahren mit Problemen, die der Federkeim stellt, beschäftigt, so dass es verständlich ist, dass diese neue Theorie ansehnliche Verbreitung fand. Gegen die erste Fassung der „Concrescence Theorie" konnte sie freilich nicht sehr viel ausrichten, da diese offenbar einleuchtender war.

Waren die Chicagoer Autoren schon in Gegensatz zu der klassischen Untersuchung von DAVIES, 1889, geraten, so kamen bald nach dem Erscheinen der Arbeit von 1932 Zweifel auf, die vor allem in der Arbeit von P. G. ESPINASSE, 1939, ihren Ausdruck fanden. Dieser Forscher markierte die Region des ventralen Dreiecks mittels kleinen Verbrennungen. Diese Marken hätten, nach der „Theorie of Concrescence" in der Fassung von 1932, am Schaft erscheinen sollen; sie bewegten sich aber mit dem axialen Wachstum des Keimes auf der selben Mantellinie, auf welche sie gesetzt worden waren in die Höhe. ESPINASSE hatte damit nachgewiesen, dass die Theorie von LILLIE und JUHN, 1932, nicht richtig sein konnte. ESPINASSE folgerte aus dem Resultat seines Experimentes, dass keine tangentiale Bewegung im Keim vorhanden sein könne; eine Folgerung, die meiner Ansicht nach etwas zu weit geht.

ESPINASSE stellte sich entschieden auf die Seite von DAVIES, 1889, indem er wie dieser ausschliesslich axiales Wachstum im Keim annahm. Das Problem der Schrägstellung stellte sich nicht mehr, da er der Ansicht war, dass die Leisten schräg zur Hauptachse des Keimes ausgebildet würden.

W. ZISWILER, 1962, zeigte durch Ausschaltung des ventralen Dreiecks mittels Verbrennungen, dass diesem nicht die Rolle eines „Leistenlieferanten" im Sinne von FRAPS und JUHN, 1936, zukommt. Die Leisten wurden weiterhin gebildet, nur nahmen sie ihren Anfang nicht mehr am ventralen Dreieck, sondern in der Zone, die in Takt geblieben war. Damit war die modifizierte „Concrescence Theorie" von FRAPS und JUHN, 1936, widerlegt.

V. ZISWILER, 1962, vermutete, dass das tangentiale Wachstum im Federkeim für die Schrägstellung verantwortlich sein könnte; eine Ansicht, die in der Folge auch von H. DURRER, 1965, vertreten wurde. H. DURRER wie V. ZISWILER sind mit ESPINASSE der Meinung, dass es keine tangentiale, sondern nur axiale Bewegung im Keime gibt. Wenn ich die Ansicht über die Schrägstellung der Leisten, die von V. ZISWILER und H. DURRER vertreten wird, richtig verstehe, so ist das, was sie tangentiales Wachstum nennen, das selbe wie das Dickenwachstum des

Keimes. Ein solches Dickenwachstum des Kragengewebes ist in jedem Keim vorhanden. Es ist mir jedoch nicht möglich zu verstehen, wie dieses „tangentiale Wachstum" die Schrägstellung der Leisten bewirken könnte. Das Dickenwachstum des Keimes läuft über den ganzen Querschnitt der Anlage recht gleichmässig ab, wie daraus eine Schrägstellung der Leisten erfolgen kann, erscheint problematisch. Die Leisten werden zudem in einer Zone gebildet, in der dieses Dickenwachstum bereits abgeschlossen ist.

Vielleicht tritt die Ansicht über die Schrägstellung der Leisten durch das Dickenwachstum etwas in den Hintergrund, wenn gezeigt werden kann, dass es im Keim tangentiale Bewegung gibt. Wenn deren Existenz nachgewiesen ist, liegt es nahe, diese tangentiale Bewegung mit der Schrägstellung der Leisten in Zusammenhang zu bringen.

Fig. 3 zeigt eine Federanlage, die entlang der ventralen Mantellinie aufgeschnitten und in die Ebene abgerollt wurde. Der Schaft ist deutlich sichtbar. Wichtig ist die schon kurz erwähnte Tatsache, *dass sich die Schaftanlage wesentlich weiter gegen ventral erstreckt als der Schaft, der aus ihr gebildet wird.*

Auch H. DURRER stellt diesen Sachverhalt fest; er nennt die Schaftanlage „dorsales Dreieck".

Die Federanlage von Fig. 3 ist die Anlage einer Armschwinge des Argusfasans *(Argusianus argus)*. Fig. 4 zeigt einen Ausschnitt dieser Feder. Für unsere Zwecke ist der Musterstreifen, der dem Schaft genau parallel läuft, wichtig.

Biegt dieser Musterstreifen mit der Schaftanlage gegen ventral hin aus, so ist das ganze dorsale Dreieck tatsächlich das Schaftprimordium.

Fig. 3 zeigt den Verlauf dieses Musterstreifens in der geforderten Weise.

Der Versuch, die Dynamik im Keim direkt im Film zu zeigen, ist leider noch nicht gelungen. Trotzdem lässt sich mit Sicherheit sagen, dass die Existenz des dorsalen Dreiecks, während der Bildung des Schaftes, eine tangentiale Bewegung im Keim verlangt. Gäbe es nur axiale Bewegung, hätte die Schaftanlage nicht die Form eines Dreiecks, sondern wäre rechteckig, da sich die Basispunkte der Schaftanlage ja auch nur in axialer Richtung verschieben würden.

Diese Feststellungen verlangen nach einer neuen Theorie der Federbildung.

Im folgenden Schema soll der Versuch gemacht werden, die axiale und tangentiale Bewegung im Keim in Zusammenhang mit der Schrägstellung der Leisten zu bringen. Fig. 5 gibt eine Hälfte des abgewickelten Keimes schematisch wieder. Wie daraus hervorgeht, werden die Leisten entlang einer Kurve gebildet, die in die Konturlinie der Schaftanlage übergeht. Diese ganze Kurve soll *Kragenkurve* heissen.

Um die Richtung, entlang welcher die Zellen über der Kragenkurve verfrachtet werden, anzugeben, soll der Terminus: „Lauflinie" in die Untersuchung eingeführt werden. Die Laufliníen sind jene Linien, entlang welchen die Zellen in axialer und tangentialer Richtung verschoben werden.

Die in Fig. 5 eingetragenen Lauflinien P_1, P_2, P_3; Q_1, Q_2, Q_3; U_1, U_2, usw., werden gefunden als Parallelen zur Grenzlinie oder Konturlinie des „Dorsalen Dreiecks", V_1, V_2, V_3 bis V_5. Die Lauflinien werden proximal durch die Kragenkurve begrenzt.

Wir wollen uns den Weg klar machen, den jene Leiste nehmen wird, die eben jetzt am ventralsten Punkt O_1 gebildet worden ist. Durch das axiale Wachstum

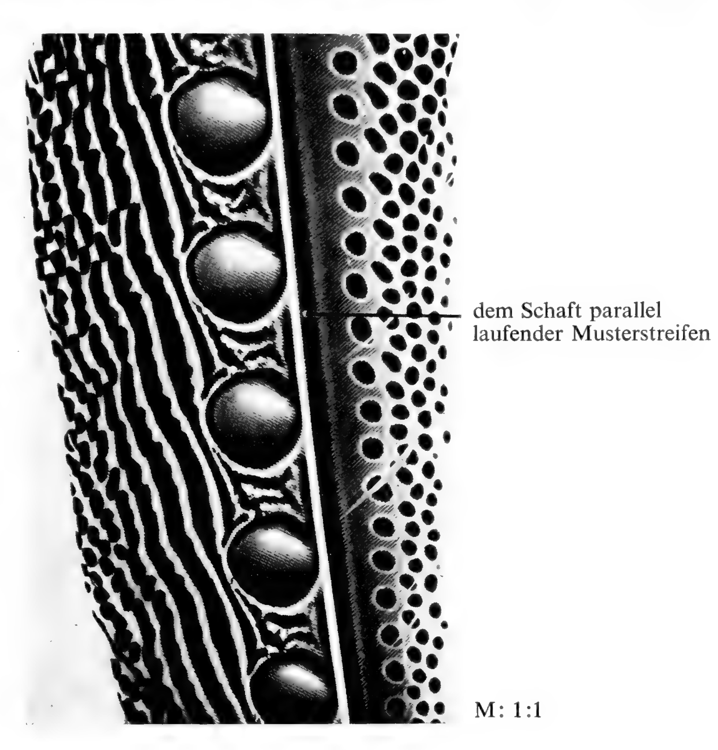


Fig. 4.

wird sie von O_1 nach O_2 gelangen. Da sie leicht schräg einsetzt (es wird sich aus der Entwicklung des Schemas zeigen, warum sie das tut), gelangt die Basiszone von O_1 nach P_1. Betrachten wir die Leiste nach der gleichen Zeitspanne, also zum Zeitpunkt 2t: die Spitze bei O_2 wird wieder um das gleiche Stück wie währen der Zeit *t* nach oben verfrachtet. O_2 gelangt somit nach O_3. P_1 wird sich entlang der Lauflinie nach P_2 verschieben und zwar so weit nach oben, wie schon O_2 nach distal verfrachtet worden war. (Gleichmässiges axiales Wachstum über den ganzen Keimumfang.) In der Zeit, während welcher der Punkt P_2 seine neue Position erreicht, wird durch neue Septenbildung der Pulpa, aus dem Ektoderm des Kragengewebes, eine neue Leistenbasis gebildet. Dieses Stück wird in der nächsten Wachstumsphase schräg gestellt werden.

Für das Verständnis der Dynamik ist es wichtig, sich das hier in einzelnen Phasen dargestellte Geschehen kontinuierlich vorzustellen.

Die Verhältnisse während des Ablaufs der Zeitspanne 3t:

O_3 gelangt nach O_4
P_2 gelangt nach P_4
Q_1 gelangt nach Q_2.

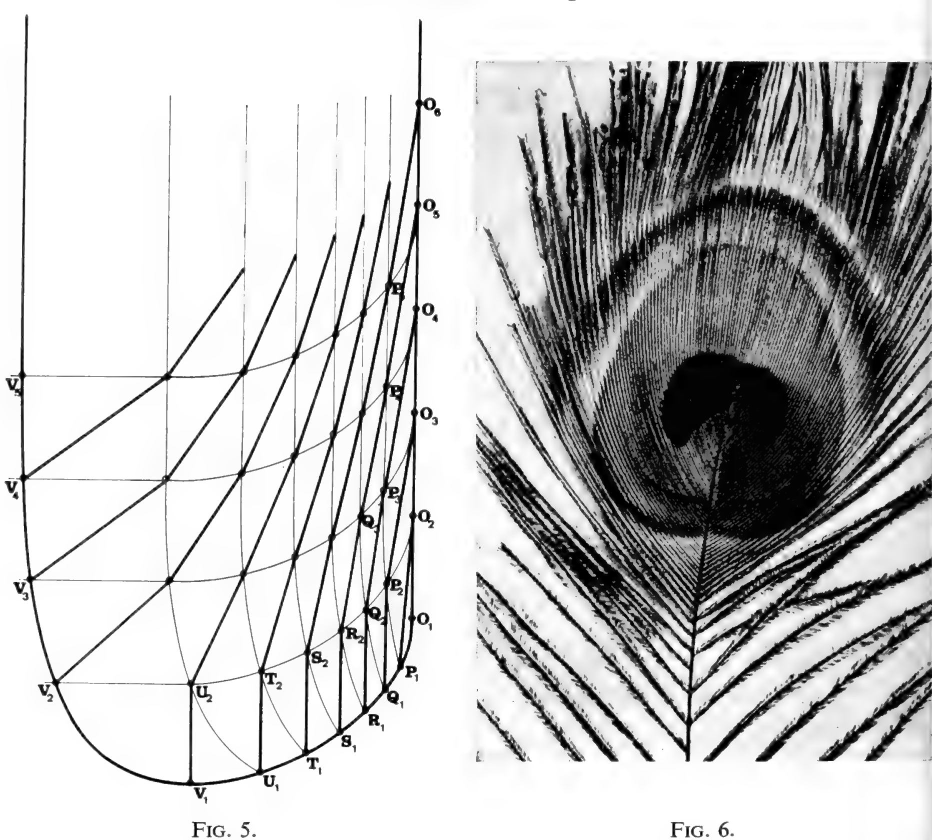


FIG. 5.

FIG. 6.

Das Stück Q_2—R_1 wird während dieser Zeitspanne neu gebildet.

Dieses Prinzip wird in Fig. 5 weiter bis zum Punkt V_1 angewendet. Hier verwächst die Leiste mit dem Schaft. Sobald dieser Ort erreicht ist, bleibt die Leistenbasis auf der Konturlinie der Schaftanlage, also auf der Linie V_1, V_2, V_3, usw.

Die Schrägstellung der Leisten erfolgt nach dieser hier vorgetragenen Theorie in Abhängigkeit mit der Schaftbildung im Keim. Wenn kein Schaft in der Anlage entsteht, müssen die Leisten parallel zur Hauptachse des Keimes stehen, was zum Beispiel bei den Nestlingsdunen von *Gallus dom.* und vielen anderen Vögeln der Fall ist.

Interessant ist in diesem Zusammenhang vor allem die Augfeder des Pfaus. Diese Feder bildet in der Spitzenzone Federäste aus, die erst nach und nach unter den Einfluss des relativ spät erscheinenden Schaftes kommen. Ihre Stellung ist denn auch zuerst senkrecht, um dann aus dieser Position in eine zum Schaft hin geneigte Stellung zu wechseln. Je kräftiger der Schaft ausgebildet wird, um so grösser wird der Winkel zwischen Schaft und Ästen.

Diese kurze Beschreibung der Federbildung ist sehr fragmentarisch. Wichtige Bedingungen des Wachstums sind nicht erwähnt. Es soll deshalb zum Abschluss auf die Arbeit: „Untersuchung über die Dynamik im Federkeim, unter besonderer Berücksichtigung der Musterbildung beim Argusfasan *(Argusianus argus)*“ hingewiesen werden.

LITERATURVERZEICHNIS

BRUN, R. 1969. *Untersuchung über die Dynamik im Federkeim, unter besonderer Berücksichtigung der Musterbildung beim Argusfasan (Argusianus argus).* Acta Zoologica et Pathologica Antwerpiensia, Anvers N° 49.

DAVIES, H. R. 1889. *Die Entwicklung der Feder und ihre Beziehung zu anderen Integument-Gebilden.* Morphol. Jahrb. 15.

DURRER, H. 1965. *Bau und Bildung der Augfeder des Pfaus (Pavo cristatus).* Rev. suisse Zool. 72: 263-412.

ESPINASSE, P. G. 1939. *Feather Development Anatomy of brown Leghorn Breast Feather and its reaction to Oestrone.* Proc. Zool. Soc. London, vol. 109, Series A, Part IV.

FRAPS, R. M. and M. JUHN. 1936. *Development Analysis in Plumage I, II.* Physiological Zoology Chicago, vol. 9, nr. 3.

LILLIE, F. R. and M. JUHN. 1932. *The Physiology and Development of Feathers I.* Physiological Zoology, Chicago, 5.

ZISWILER, V. 1962. *Die Afterfeder der Vögel: Untersuchung zur Morphologie und Phylogenese des sogenannten Afterschaftes.* Zool. Jahrbuch Jena, abt. Anatomie, Bd. 80.

N° 57. **B. Hörning.** — Zur Naturherd-Problematik der Trichinellose in der Schweiz.

Institut Galli-Valerio, Lausanne (Direktor: Dr. G. Bouvier); Vet.-Bakteriologisches und Parasitologisches Institut der Universität Bern (Direktor: Prof. Dr. H. Fey).

Über Trichinenfunde in der Schweiz ist seit der Mitte des vergangenen Jahrhunderts verschiedentlich berichtet worden, doch blieb das Land von grösseren Trichinellose-Epidemien verschont, wie sie sich in den Nachbargebieten (Deutsch-

land, Österreich, Italien) von Zeit zu Zeit ereigneten. Auf menschliche „Endemien", die meist im Familien-Rahmen blieben, sei etwas später eingegangen, fest steht, dass seit dem Jahre 1883 in der Schweiz beim einheimischen Schwein kein Trichinenfall mehr beobachtet wurde. Die Seltenheit des Vorkommens der Trichinella spiralis beim Hausschwein veranlasste die Eidg. Sanitätskommission bereits 1879, auf eine reguläre Trichinenschau zu verzichten. Sie ist nur vorgeschrieben für aus dem Ausland importiertes Schweinefleisch sowie für Bär und Wildschwein (Eidg. Fleischschauverordnung von 1957, Art. 110).

Während des II. Weltkrieges wurde Fuchsfleisch (von Rot- und Farmfüchsen) in der Schweiz zum menschlichen Verbrauch herangezogen und der Trichinenschau unterzogen. Bei dieser Gelegenheit wurde ein relativ häufiger Befall des Rotfuchses *(Vulpes vulpes)* mit Trichinellen festgestellt (Allenspach, 1943, 1950; Jörg und Britschgi, 1944; Weissenrieder, 1943), der darauf schliessen liess, dass Trichinellose-Herde in der Natur unter den schweizerischen Wildtieren bestehen. Betroffen waren die Kantone Zürich, Aargau, St. Gallen und Graubünden; auch im Zoologischen Garten Basel wurden Trichinellen gefunden (Lang, 1955). In einigen neueren Arbeiten finden sich über das Trichinenvorkommen in der Schweiz allerdings auch recht widersprechende Angaben: H. Roth (1950) und Baer (1954) schreiben, dass bis zu 42% der Wildfüchse in der Schweiz mit Trichinellen behaftet seien; Flückiger (1957) teilte dagegen mit, dass die Schweiz gänzlich frei von Trichinellose wäre.

Eine exakte Kartographierung aller Trichinellenfunde bei Schweizer Wildtieren wurde von Bouvier, 1964, vorgenommen, wobei der damalige Stand der Kenntnisse festgehalten wurde. Inzwischen hat sich aber gezeigt, dass man *Trichinella spiralis* bei wilden Carnivoren in der Schweiz überall dort findet, wo man danach sucht.

Die Trichinellose tritt hierzulande also in der sylvatischen Form auf. Wir haben dabei allerdings weniger an ein begrenztes, isoliertes Vorkommen im Sinne eines Naturherdes nach der Konzeption von Pavlovskij zu denken, sondern eher an eine mehr oder weniger „verstreute Verbreitung in der Natur", wie es Boev et al. 1966 für die Verhältnisse in Kasachstan formulierten.

Durch Menschenhand geschaffene Trichinellose-Herde haben in den dreissiger und vierziger Jahren in Pelztierzuchten des Kantons Zürich bestanden; befallen waren damals Sumpfbiber *(Nutria)* sowie Farmfüchse, Farmnerze und Ratten. Die Quellen dieser Pelztierinfektionen waren und sind nicht mehr genau zu ermitteln, einige Tiere wurden wohl direkt aus Amerika importiert. Farmnerze, die vor einigen Jahren in grösserer Zahl im Institut Galli-Valerio in Lausanne untersucht werden konnten und aus dem endemischen Gebiet des Unterwallis stammten, waren jedenfalls völlig trichinenfrei. Zur Gefahr für den Menschen kann unter den hiesigen Verhältnissen nach den bisher erhaltenen Untersuchungsergebnissen der Genuss von Hunde-, Fuchs- und eventuell Dachsfleisch, vielleicht

auch von Katzenfleisch werden. In Zusammenarbeit mit dem Institut für Tierpathologie der Universität Bern haben wir Mitte Juli 1968 begonnen, alle am Tierspital Bern sezierten Hunde und Katzen auf das Vorliegen von *Trichinella spiralis* zu untersuchen. Bis Mitte September 1968 konnten 60 Proben verarbeitet werden, wobei bereits ein positiver Fall zu ermitteln war (Hund aus der Stadt Bern).

TABELLE 1.

Trichinellose-Funde beim Menschen in der Schweiz.

Jahr	Region	Menschl. Fälle	Infektions-quelle	Autor
1868/69	Ravecchia bei Bellinzona TI	9	Schwein	Zangger, 1869, 1873
1936	Oberschlatt bei Winterthur ZH	5	Nutria	Rubli, 1936; Maier 1937
1938	Gais (Appenzell AR)	1	Hund	Rehsteiner, 1939
1954 1955	Biasca TI	3 9	Hund	Käppeli, 1955
1965	Riggisberg BE	2	Hund	Hodler und Zenklusen

Potentieller Träger einer Trichinelleninfektion wäre auch Wildschweinfleisch einheimischer oder ausländischer Herkunft. Zwar haben wir bei der Routinediagnostik in den letzten Jahren in keinem einzigen Falle bei heimischen oder aus dem Elsass eingeführten Wildschweinen Trichinella gefunden, könenn aber annehmen, dass jedes Wildschwein als fakultativer Aasfresser Kadaverteile von Füchsen oder auch Hunden aufnimmt, wann immer sich die Gelegenheit dazu bietet.

In Übereinstimmung mit neueren Veröffentlichungen (MADSEN, 1961; KOZAR, 1962) kann festgestellt werden, dass weder „Ratten“ noch „Feldmäuse“ bei der Übertragung bzw. beim Unterhalt einer Trichinelleninfektion bei uns eine Rolle spielen. Selbstverständlich können auch diese beiden Tiergruppen sich dort infizieren, wo sie an Schlachtabfälle gelangen, die Trichinellen enthalten, oder wo die Möglichkeit besteht, trichinöses Aas zu fressen. Zu bedenken ist ausserdem, dass es möglich ist, durch Aufnahme von adulten Darmtrichinellen und von diesen abgegebenen Larven eine Trichinellose zu erwerben. Wie Versuche in den USA ergaben, kann ein frisch infizierter Fleischfresser mehrere Tage lang durch seine Abgänge eine Trichinelleninfektion vermitteln (ZIMMERMANN et al. 1962).

LITERATUR

(Es sind nur die in den zwei früheren Beiträgen — s. Schweiz. Arch. Tierheilkde. 104: 384-389, 1962 und 107: 335-340, 1965 — nicht zitierten Arbeiten aufgeführt.)

Boev, S. N., V. I. Bondareva, I. B. Sokolova und Z. Ch. Tazieva. 1966a. *(Trichinellose-Herde in Kasachstan)*, russ. *Voprosy prirodnoj očagovosti boleznej; prirodnoočagovye gel'mintozy čeloveka;* pod red. S. N. Boeva. *(Fragen der Naturherde von Krankheiten; Naturherd-Helminthosen des Menschen;* herausgegeben von S. N. Boev). Alma-Ata, p. 6-7.

— 1966 b: *(Trichinellosis in Kazakhstan)*, russ., mit poln. u. engl. Zusf. Wiadomości parazytologiczne 12 (5/6): 519-525.

Hodler, J. und G. Zenklusen. 1965. Persönliche Mitteilung.

Maier, C. 1937. *Zur Kenntnis der Trichinose.* Schweiz. Med. Wschr. 67 (12): 248-250.

N° 58. **Peter Probst.** — Mehrmalige Trächtigkeit und Dauer der Tragzeit beim Skorpion *Isometrus maculatus* De Geer (Fam. Buthidae).

Schweizerisches Tropeninstitut Basel

Einleitung

Erst vor kurzem sind für einige Skorpionarten exakte Zahlen für die Tragdauer aus Laborversuchen bekannt geworden, nachdem man lange Zeit nur mehr oder weniger genaue Schätzungen zur Verfügung hatte. Es zeigte sich dabei, dass nicht nur zwischen verschiedenen Arten, sondern auch individuell, grosse Unterschiede bestehen können. Es ist bekannt, dass auch klimatische und andere Umweltsfaktoren einen Einfluss auf die Tragzeit ausüben.

Dass der Skorpion mehrmals zur Fortpflanzung gelangt, wird zum Teil bestritten, manche Autoren haben aber schon zwei Geburten bei einem Weibchen beobachtet.

Im Laufe einer im Entstehen begriffenen grössern Arbeit, die sich vor allem mit der Entwicklung der Giftdrüsen befasst, hat sich die Gelegenheit ergeben, Beobachtungen über Fortpflanzungsbiologie und -physiologie beim Skorpion *Isometrus maculatus* [1] anzustellen. Über den Geburtsvorgang ist bereits berichtet worden [5]; die vorliegende Mitteilung schliesst daran an.

---

[1] Gesammelt am Feldlaboratorium des Schweiz. Tropeninstituts in Ifakara (Tanzania, Ostafrika).

Wiederholte Trächtigkeit

Wenn Futterangebot und klimatische Bedingungen den Anforderungen entsprechen, sterben die Weibchen, im Gegensatz zu den Beobachtungen von VARELA [9], nach der ersten Geburt nicht. Eine grosse Zahl von Weibchen hat in unseren Labors die Gefangenschaft während längerer Zeit überlebt und dabei, ohne dass sie seither je wieder mit Männchen in Berührung gekommen sind, mehrmals hintereinander (3 bis 4 mal) Junge zur Welt gebracht.

ANGERMANN [1] hat bei einem Weibchen von *Euscorpius italicus* eine zweite Geburt beobachtet, ebenso SHULOV und AMITAI [6] bei *Orthochirus innesi* ssp., und SMITH [7] nimmt für *Urodacus abruptus* aufgrund von Sektionen an, dass die Weibchen 5 mal Junge gebären. Alle genannten Autoren betrachten die Notwendigkeit einer neuen Kopulation als Voraussetzung für die Entwicklung von weiteren Embryonen.

Bei *I. maculatus* sind auf jeden Fall vier, wahrscheinlich aber fünf Würfe möglich (die hier beobachteten Weibchen haben zum Teil mit Sicherheit bereits in Freiheit einmal geboren, und andererseits wurden auch nach vierten Geburten nochmals Embryonen entwickelt); dies erstaunlicherweise ohne neue Spermienaufnahme. Die Möglichkeit der Spermienspeicherung ist nicht sehr wahrscheinlich, da das Ovar von *I. maculatus* keine „Spermatophorentasche“ (nach PAWLOWSKY [4]) besitzt. In den Ovarialschläuchen oder den Receptacula seminis noch vorhandene Spermienflüssigkeit müsste jedoch während der Geburt durch die schlüpfenden Jungen herausgepresst werden. Die Frage, ob es sich nun dabei um Parthenogenese handelt, oder ob nach einer Kopulation alle vorhandenen Eier befruchtet werden, wovon sich aber vorerst nur ein Teil weiter entwickelt, wird zur Zeit geprüft.

BÜCHERL [3] äusserte bereits 1956 die Vermutung, dass in der Regel die Weibchen (von *Tityus* spec.) nur einmal im Leben befruchtet werden. Dies scheint nun bei *I. maculatus* tatsächlich der Fall zu sein. Ob dies allerdings auch in der Natur, wo Männchen nach der ersten Geburt zur Verfügung stehen, der Normalfall ist, muss vorläufig offenbleiben.

Dauer der Tragzeit

Unter den Bedingungen, bei denen die Tiere hier gehalten werden [1], entwickeln sich sofort nach einer Geburt neue Embryonen. Je nach Ernährungszustand des Weibchens sind diese bereits 2 bis 3 Wochen nach der Geburt durch die Bauchschilder hindurch als kleine weisse Kugeln erkenntlich.

[1] Temperatur: 26° C; rel. Feuchtigkeit: 70—90%; künstliche Beleuchtung (12 Std. hell, 12 Std. dunkel); alle Tiere separiert; Fütterung zweimal wöchentlich mit Fliegen *(M. domestica)*.

Die Zeitdauer von einer Geburt bis zur nächstfolgenden ist bei allen Weibchen ziemlich konstant. Beim einzelnen Individuum sind die späteren Tragzeiten gegenüber den ersten nicht verlängert, hingegen ist zu bemerken, dass bei der letzten Geburt eines Weibchens die Zahl der unvollständig entwickelten Embryonen relativ gross ist. Oft ist dieser letzte Wurf nur halb so umfangreich wie die vorhergehenden, und die Sterblichkeit dieser Jungen ist sehr hoch.

Bei 24 Trächtigkeiten, deren Dauer exakt festgelegt werden konnte, lagen diese Werte (neben zwei Extremen von 69 bezw. 84 Tagen) stets zwischen 72 und 80 Tagen: je einmal 72, 73, 79 Tage; je dreimal 74 und 78 Tage; je viermal 77 und 80 Tage; fünfmal 76 Tage.

Diese Werte müssen als Tragzeit, beziehungsweise Dauer der Embryonalentwicklung für *I. maculatus* betrachtet werden; denn die Entwicklung beginnt sofort nach erfolgter Geburt, wie dies wohl auch nach der Kopulation der Fall ist. Alle genannten Werte gelten jedoch für Zweit- und Dritt- (z. T. Viert-) Geburten. Angaben über die erste Tragperiode nach der Kopulation stehen zur Zeit noch aus.

Dies ist die kürzeste bisher bekannte Tragdauer von Skorpionen, nebst den erstaunlichen Resultaten von Shulov und Amitai [6], die bei *Orthochirus innesi* ssp. vier mal Tragzeiten zwischen 42 und 104 Tagen gemessen haben. Die beiden Autoren geben leider keinen Hinweis darauf, ob sie einmal Weibchen nach der Geburt separiert gehalten haben. Die Kopulationen haben bei zwei der von ihnen beobachteten Weibchen ungefähr 6 Monate nach der ersten Geburt stattgefunden. Falls nun bei *Orthochirus innesi* ssp., ähnlich wie bei *I. maculatus* die Entwicklung von Embryonen ohne erneute Spermienaufnahme möglich wäre, würden die beobachteten Kopulationen gar nicht den eigentlichen Beginn der Trächtigkeit darstellen. Eine solche Annahme würde natürlich auch die grossen Differenzen der dort gemessenen Tragzeiten erklären.

Angermann [1] hat 1956 in Laborversuchen die Tragzeit für *Euscorpius italicus* in mehreren Fällen exakt bestimmt. Er erhielt Zeiten zwischen 105 und 117 Tagen sowie einen Extremwert von 324 Tagen. Baerg [2] hat bei *Centruroides insulanus* eine Tragzeit von 145 Tagen gemessen und Thornton [8] bei *Leiurus quinquestriatus* eine solche von 155 Tagen. Varela [9] gibt für *Bothriurus bonariensis* 363 bis 369 Tage an. Obwohl die Werte bei allen von ihm beobachteten Weibchen sehr nahe beieinander liegen, wäre es doch möglich, dass diese langen Zeiten durch unnatürliche Umstände bedingt sind. Die von ihm im Labor gehaltenen Weibchen brachten jedenfalls auch sehr viel weniger Junge zur Welt, als dies bei freilebenden der Fall ist.

Die ausserordentlich langen Tragzeiten, die früher und zum Teil noch vor kurzem, aufgrund von blossen Schätzungen zustandekamen, dürften in vielen Fällen zu hoch gegriffen sein.

Spermatocleutrum

Fast alle Autoren, die sich bisher damit befasst haben, betrachteten das Spermatocleutrum (Vaginalpfropfen) als, anlässlich der Kopulation, mit der Spermienflüssigkeit aufgenommenen Teil der Spermatophore. Bücherl [3] hat bisher als einziger beobachtet, dass ein solches Gebilde auch bei Weibchen nach der Geburt wieder auftreten kann, ohne neue Kopulation. Als mögliche Erklärung gibt er an, dass nach der Spermienaufnahme Spermienflüssigkeit teilweise wieder aus den Receptacula seminis in die Vagina zurückfliesse, dort erhärte, und so nach einigen Wochen das Spermatocleutrum bilde. Bei der Eiablage werde es zerstört, und innerhalb 6 bis 8 Wochen wieder von neuem geformt.

Bei *I. maculatus* ist ein Spermatocleutrum nur selten vorhanden. In einigen Fällen wurde aber, ohne neue Spermienaufnahme, ein paar Wochen nach der Geburt ein solches gebildet. Die Erklärung von Bücherl setzt ein Spermienreservoir voraus. Wie weiter oben schon ausgeführt wurde, erscheint die Möglichkeit der Samenspeicherung bei *I. maculatus* als unwahrscheinlich; andrerseits wurde aber auch kein Organ gefunden, dem die selbständige Produktion dieses Sekrets zugeschrieben werden könnte, weshalb die Frage nach der Entstehung des Vaginalpfropfens vorläufig noch offen bleiben muss.

Zusammenfassung

1. Das Weibchen von *I. maculatus* hat die Möglichkeit, ohne erneute Spermienaufnahme viermal, wahrscheinlich sogar fünfmal hintereinander Junge zur Welt zu bringen.

2. Die Zeitdauer zwischen zwei aufeinanderfolgenden Geburten ist ziemlich konstant. Sie liegt normalerweise zwischen 72 und 80 Tagen (Extreme 69 bezw. 84 Tage). Diese Werte müssen als Dauer der Tragzeit (Embryonalentwicklung) betrachtet werden.

3. Nach der Geburt kann ohne weitere Spermienaufnahme ein Spermatocleutrum (Vaginalpfropf) ausgebildet werden. Dessen Entstehung hängt also nicht unmittelbar mit einer Kopulation zusammen.

Summary

1. Females of *I. maculatus* are capable of giving birth to offspring four, or probably even five times, without new insemination.

2. The time lapse between two following parturitions is rather constant, and usually lasts from 72 to 80 days (with extremes of 69 and 84 days). This time has

to be considered equal to the duration of the gestation period (embryonic development) in the case of *I. maculatus*.

3. A spermatocleutrum was found to be formed occasionally after parturition, without new insemination. Thus the origin of this vaginal plug is not necessarily connected with a copulation.

Résumé

1° La femelle d'*I. maculatus* peut mettre au monde, à la suite d'une unique copulation, quatre et probablement cinq portées de jeunes scorpions.

2° La durée de la période séparant deux parturitions consécutives est assez constante. Elle varie de 72 à 80 jours (durées extrêmes: 69 et 84 jours). Il faut considérer ces périodes comme durée de la gestation (développement embryonnaire) pour *I. maculatus*.

3° Un spermatocleutrum peut être formé après la parturition, mais sans fécondation supplémentaire. La formation d'un tel bouchon vaginal n'est donc pas nécessairement liée à la copulation.

ZITIERTE LITERATUR

1 Angermann, H. 1957. *Über Verhalten, Spermatophorenbildung und Sinnesphysiologie von Euscorpius italicus Hbst. und verwandten Arten.* Zs. Tierpsychol. 14 (3): 276-302.

2 Baerg, W. 1961. *Scorpions: Biology and effect of their venom.* Agricult. Exp. Stat., Univ. Arkansas, Fayetteville, Bull. 649 (Aug. 1961); 34 p.

3 Bücherl, W. 1956. *Escorpioes e escorpionismo no Brasil. V. Observaçoes sôbre o aparelho reprodutor masculino e o acasalamento de Tityus trivittatus e Tityus bahiensis.* Mem. Inst. Butantan, 27: 121-155.

4 Pawlowsky, E. N. 1924. *Skorpiotomische Mitteilungen. IV. Zur Morphologie der weiblichen Genitalorgane der Skorpione.* Zool. Jahrb., Anat. 46 (4): 493-506.

5 Probst, P. 1967. *Der Geburtsvorgang beim Skorpion Isometrus maculatus DeGeer (Buthidae).* Rev. suisse Zool. 74 (3): 616-619.

6 Shulov, A. et P. Amitai. 1960. *Observations sur les scorpions Orthochirus innesi E. Sim, 1910, ssp. negebensis nov.* Arch. Inst. Pasteur Algérie, 38 (1): 117-129.

7 Smith, G. T. 1966. *Observations on the life history of the scorpion Urodacus abruptus Poc. and an analysis of its home sites.* Austr. J. Zool., 14 (3): 383-398.

8 Thornton, I. W. B. 1956. *Notes on the biology of Leiurus quinquestriatus (H. and E., 1829) (Scorpiones, Buthidae).* Brit. J. Anim. Behav., 4: 92-93.

9 Varela, J. C. 1961. *Gestación, nacimiento y eclosión de Bothriurus bonariensis var. bonariensis (Koch, 1842).* Rev. Fac. Hum. Cienc., Univ. Rep. Montevideo, 1961 (19): 225-244.

N° 59. A. Wandeler. — Einige Daten über den bernischen Fuchsbestand. (Mit 1 Abbildung und 3 Tabellen.)

Aus dem Naturhistorischen Museum Bern und aus der Abteilung für vergleichende Neurologie der veterinärmedizinischen Fakultät der Universität Bern.

Die Schätzung eines Fuchsbestandes in absoluten Zahlen ist äusserst schwierig. Selbst bei leichter zu beobachtenden Wildarten werden Fehler von über 100% gemacht (vergl. Andersen 1953). Durch Erhebungen bei den bernischen Wildhütern, Auswertung von Jagdstatistiken und durch Untersuchung von Fuchskadavern versuchten wir einige Grundlagen für zukünftige Arbeiten zu erhalten [1]. Von den Wildhütern wurde eine Liste aller Baue ihres Aufsichtsgebietes verlangt. Zusätzlich hatten sie Angaben über folgende Einzelheiten zu machen: Schätzung des Fuchsbestandes, Schätzung der Zahl der Baue, Zahl der Gehecke, Grösse und Ort der beobachteten Gehecke, Abschüsse und Fallwild. Zur Auswertung gelangten die Antworten aus 42 Aufsichtsgebieten. Die Flächen dieser Aufsichtskreise betragen im Durchschnitt 15 000 ha.

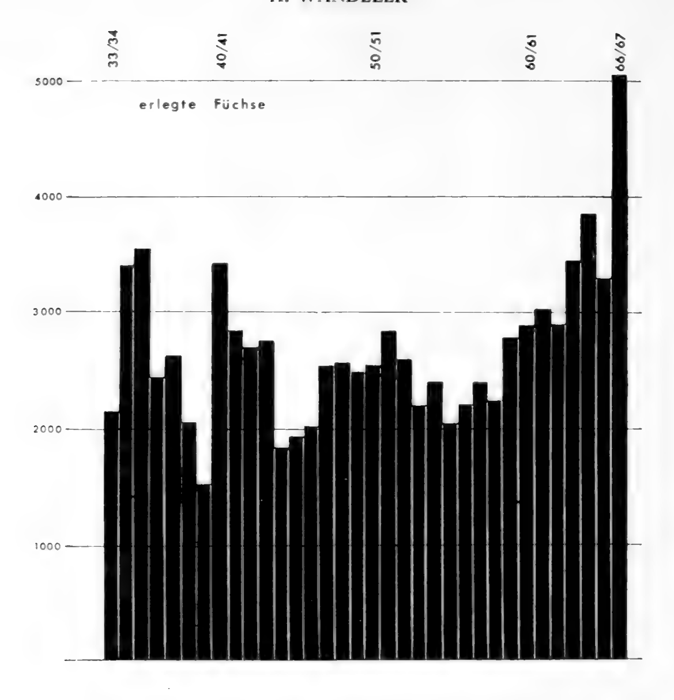
a) *Baue und Ersatzbaue* (Tabelle 1)

In Gebieten mit günstigen Bodenverhältnissen und wenn nicht schon genügend andere Unterschlüpfe bestehen, gräbt der Fuchs eigene Baue. Im Kanton Bern benützt und erweitert er im Mittelland vorwiegend Dachsbaue, im Jura und im Oberland häufig natürliche Höhlen. Bis 60% der gegrabenen Baue sind von Fuchs und Dachs gleichzeitig oder abwechselnd bewohnt. Nur selten sind die Unterschlüpfe während des ganzen Jahres befahren (vergl. Behrendt, 1955). Besonders im Oberland ist es schwierig alle diese gelegentlich befahrenen Ersatzbaue, natürlichen Höhlen und Löcher in Geröllhalden zu erfassen. Um die Bedeutung der verschiedenen Möglichkeiten festzustellen, fragten wir auch nach den Orten, an welchen Gehecke beobachtet wurden. Tatsächlich ergeben sich hier etwas andere Zahlen als sie aus den Listen aller bekannten „Baue" hervorgehen. Grössere Differenzen finden sich aber nur im Oberland, wo nun leerstehende Ställe und Scheunen als Jungenaufzuchtorte hervorstechen.

b) *Abschusszahlen* (Abb. 1)

Die jährlichen Unterschiede der Zahl der abgeschossenen Füchse sind der Ausdruck von Schwankungen der Bestandesdichte und der Intensität der Bejagung. Vielfach wird behauptet, dass die Fuchsbejagung wegen des Wertver-

[1] Die Untersuchungen wurden durch das bernische Jagdinspektorat grosszügig unterstützt. Herrn Jagdinspektor H. Schaerer und seinen Wildhütern sei an dieser Stelle herzlich gedankt.



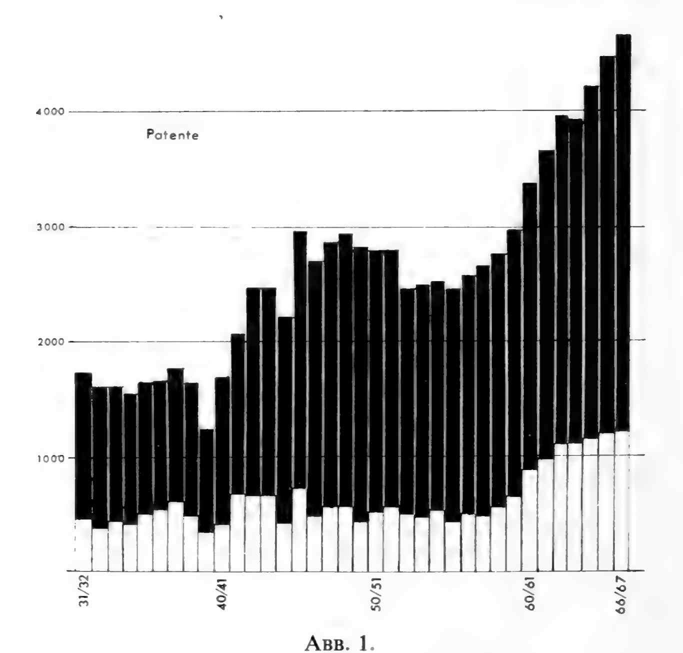


ABB. 1.

oben: Abschusszahlen von 1933 bis 1966.
unten: ganze Säulen: Anzahl gelöste Jagdpatente; weisser Teilabschnitt: Anzahl Winterjagdberechtigungen für Haarraubwild und für Schwimmvögel und Haarraubwild.

lustes des Balges stark abgenommen und der Bestand sich entsprechend vergrössert habe. Zumindest mit den hier wiedergegebenen Werten aus dem Kanton Bern lässt sich dies nicht belegen. Im Gegenteil: die Zahl der Gesuche um Winterjagdberechtigungen für Haarraubwild nimmt seit 10 Jahren ständig zu.

TABELLE 1

Baue und Ersatzbaue.

		gegrabene Baue	natürliche Höhlen	Zementröhren	Gebäude	anderes	Total (Beobachtungen)	„Baue"/ 100 ha (Schätzungen)
befahrene "Baue"	Jura	358	533	4	—	—	895	1,22
		40,0%	59,6%	0,4%			100%	
	Mittelland	923	33	90	2	—	1048	0,74
		88,0%	3,2%	8,6%	0,2%		100%	
	Oberland	203	309	11	23	—	546	2,33
		37,2%	56,6%	2,0%	4,2%		100%	
"Baue" mit Geheck	Jura	130	117	2	2	2	253	
		51,5%	46,4%	0,7%	0,7%	0,7%	100%	
	Mittelland	199	20	8	8	6	241	
		82,6%	8,3%	3,3%	3,3%	2,5%	100%	
	Oberland	38	19	2	37	—	96	
		39,6%	19,8%	2,1%	38,5%		100%	

c) *Fortpflanzungsrate*

Von den Wildhütern erhielten wir Angaben über die Jungenzahl in 145 beobachteten Gehecken. Sie variert von 1 bis 12 und beträgt im Durchschnitt 4,84 Junge pro Weibchen. Bei 14 trächtigen Fähen und 22 Tieren mit Plazenta-Narben im Uterus wurden im Mittel 5,92 Foeten festgestellt. LLOYD (1968) und STUBBE (1967) publizierten ähnliche Zahlen. In drei Weibchen fand sich im trächtigen Uterus neben normalen auch je eine deutlich kleinere Ampulle, welche keinen bzw. nur mazerierte Reste eines Foeten enthielten. Damit beträgt die foetale Mortalität in unserem Material mindestens 5%. Von 32 untersuchten adulten Weibchen zeigten 3 keine Spuren einer bestehenden oder vergangenen Trächtigkeit. Im Gegensatz zu diesen 10% unfruchtbaren Weibchen fand LLOYD (1968) in England 18,6% bis 61,5% sterile Fähen. Zusätzlich scheint eine nicht zu bestimmende Zahl von Fähen ihr ganzes Geheck schon kurz nach der Geburt zu verlieren. Diese Beobachtung machen seit einigen Jahren mehrere Oberländer Wildhüter.

d) *Geschlechtsverhältnis* (Tabelle 2)

Das Geschlechtsverhältnis adulter Tiere ist deutlich zu Gunsten der Rüden verschoben. Auch andere Autoren kamen zu diesem Ergebnis (LLOYD, 1968; STUBBE, 1967). Schon bei den noch unselbstständigen Jungfüchsen sind die männlichen Tiere in der Mehrzahl. Die Ursachen für dieses Geschlechterverhältnis von 1:1,5 sind unbekannt.

TABELLE 2.

Geschlechterverhältnis.

	Embryonen	Juvenile im Geheck	Adulte und Subadulte
n	19	78	213 (100%)
Weibchen	9	37	85 (40%)
Männchen	10	41	128 (60%)

e) *Bestandesdichte* (Tabelle 3)

Die relativ leicht festzustellenden Gehecke sind die beste Grundlage für eine Bestandesermittlung. Aus dem Geschlechterverhältnis und dem Quotienten zwischen fruchtbaren und unfruchtbaren Fähen lässt sich die Zahl der Adulttiere pro Geheck berechnen. Sie beträgt bei uns 2,8. Der Herbstbestand setzt sich somit aus rund 65% juvenilen Tieren, 14% adulten Fähen und 21% adulten Rüden zusammen. Die mittlere berechnete Populationsdichte im Herbst beträgt 1,54 Füchse auf 100 ha. Wie gut die Registrierung der Gehecke ist, lässt sich durch einen Vergleich mit den Verlusten abschätzen. Der aus der Anzahl und der Grösse der Gehecke berechnete jährliche Zuwachs sollte etwa mit der Summe aus Fallwild und erlegten Füchsen übereinstimmen. Dies ist auch tatsächlich der Fall.

f) *Schlussfolgerungen*

Durch eine sorgfältige Kontrolle aller Baue und möglichen Ersatzbaue lässt sich zumindest im Mittelland und im Jura die Anzahl der Fuchsgehecke ziemlich vollständig feststellen. Dies bildet die Grundlage für eine Bestandesermittlung. Wir erachten solche im Moment für äusserst notwendig, da die im Rahmen der Tollwutbekämpfung angestrebte Fuchsdezimierung unbedingt kontrolliert werden sollte. Bis heute konnte die Tollwut in ganz Europa nur an der kleinen Front in Dänemark aufgehalten werden (MÜLLER, 1966; JENSEN, 1966). Der

mangelnde Erfolg in den übrigen Gebieten lässt auf eine ungenügende oder falsche Fuchsvernichtung schliessen. Leider fehlen hier brauchbare Zahlen über die ursprünglichen Fuchsbestände und ihre Reduktion. Es wäre wünschenswert Unterlagen über das Verhalten der Seuche in Populationen bekannter Dichte zu erhalten, damit die Bekämpfung für Fuchs und Mensch sinnvoller gestaltet werden könnte (vergl. STECK et al. 1968).

TABELLE 3

Fuchsbestand

	Gehecke/ 100 ha	Welpen/ Geheck	Zuwachs/ 100 ha	Verluste/ 100 ha	Herbst-bestand/ 100 ha
Jura	0,24	4,93	1,18	1,13	1,85
Mittelland	0,21	5,24	1,12	0,96	1,71
Oberland	0,16	4,23	0,67	0,78	1,11
ganzer Kanton	0,20	4,84	0,98	1,01	1,54

LITERATUR

ANDERSEN, J. 1953. *Analysis of a Danish Roe-Deer Population.* Danish Rev. Game Biol. 2: 127-155.

BEHRENDT, G. 1955. *Beiträge zur Oekologie des Rotfuchses.* Z. Jagdwiss. 1: 113-145 u. 161-183.

JENSEN, B. 1966. *Untersuchungen über Füchse und Fuchsbekämpfung im Zusammenhang mit der Tollwut (Rabies) in Dänemark.* Beitr. Jagd- u. Wildforsch. V, Tagungsberichte Nr. 90: 187-189.

LLOYD, H. G. 1968. *The control of foxes (Vulpes vulpes L.).* Ann. appl. Biol. 61: 334-345.

MÜLLER, J. 1966. *The Reappearance of Rabies in Denmark.* Bull. Off. int. Epiz. 65: 21-29.

STECK, F., P. ADDY, E. SCHIPPER und A. WANDELER. 1968. *Der bisherige Verlauf des Tollwutseuchenzuges in der Schweiz.* Schweiz. Arch. Tierheilk. (im Druck).

STUBBE, M. 1967. *Zur Populationsbiologie des Rotfuchses Vulpes vulpes (L.).* Hercynia: 4: 1-10.

N° 60. **Rüdiger Wehner.** — Optische Orientierungsmechanismen im Heimkehr-Verhalten von *Cataglyphis bicolor* Fab. (Formicidae, Hymenoptera). (Mit 6 Abbildungen.)

Zoologisches Institut der Universität Zürich.

Die optischen Orientierungsleistungen der Ameisen sind seit den frühen Arbeiten von SANTSCHI (1911), CORNETZ (1914) und BRUN (1914) über Jahrzehnte hin nicht weiter untersucht worden. Diese Arbeiten erbrachten zwar erstmals den Sonnenstand als mögliche Orientierungsquelle, führten aber darüber hinaus zu zahlreichen ungeklärten und sich teilwiese widersprechenden Ergebnissen. Erst in jüngster Zeit beginnt sich die orientierungsphysiologische Forschung auch den Ameisen wieder zuzuwenden. So wissen wir heute schon von einigen Arten, dass sie sich nach der Schwingungsrichtung des polarisierten Lichtes orientieren (VOWLES, 1950, 1954; SCHIFFERER, 1950; CARTHY, 1951; JANDER, 1957) und mit Hilfe des Sonnenazimuts einen Laufkurs kompassgetreu und damit zeitkompensiert einhalten können (JANDER, 1957). Nun ist aber schon theoretisch zu fordern, dass eine Rück-Orientierung zum Nest mit Hilfe der erwähnten menotaktischen Kurssteuerung nicht mehr möglich ist, wenn man die Tiere von diesem Laufkurs aus in beliebige Richtungen versetzt. Falls die Orientierung nicht überhaupt mit Hilfe von Chemo- und Mechanorezeptoren erfolgt, müssen jetzt andere optische Orientierungsparameter — allgemein gesprochen: Geländemarken — reizwirksam werden. Mit Hilfe von Versetzungsexperimenten lassen sich daher Fragen des Formensehens prüfen, die heute gerade bei Insekten stark an sinnesphysiologischem Interesse gewinnen.

Zwar liegen Versetzungsexperimente schon von einigen solitären wie sozialen Hymenopteren vor (*Xylocopa*, *Anthophora:* RAU, 1929; *Philanthus:* TINBERGEN und LINDE, 1938; *Ammophila:* BAERENDS, 1941; *Bembix:* IERSEL und ASSEM, 1964; *Apis:* WOLF, 1926, 1927; UCHIDA und KUWABARA, 1951; FRISCH und LINDAUER, 1954; MEDER, 1958, BECKER, 1958), eine exakte Analyse des Orientierungskurses ist bei diesen fliegenden Insekten jedoch nicht möglich. Mit Ameisen, die sich — falls sie keine Spurstoffe bilden — für solche Versuche bestens eignen, sind dagegen Versetzungsexperimente in systematischer Form und grösserem Umfang bisher noch nicht durchgeführt worden. Unter der speziellen Fragestellung, wie der Mechanismus des Formensehens mit dem einer menotaktischen Kurssteuerung gekoppelt ist, haben wir daher während eines achtwöchigen Aufenthalts in Israel an der nordafrikanisch-vorderasiatischen Art *Cataglyphis bicolor* (var. *nigra*) solche Versetzungen vorgenommen.

Als räuberisch lebende und einzeln jagende Art (Abb. 1) orientieren sich diese hochbeinigen, schnell laufenden Ameisen wohl ausschliesslich optisch. Jedenfalls spielen aufgrund verschiedener Kontrollversuche weder Spurstoffe, noch Vibrationen des Untergrundes, wie sie von den Artgenossen ausgelöst werden, noch Luftströmungen bei den hier geschilderten Experimenten eine Rolle. *Cataglyphis bicolor* erscheint daher besser als die mitteleuropäischen Arten für optische Orientierungsversuche geeignet.

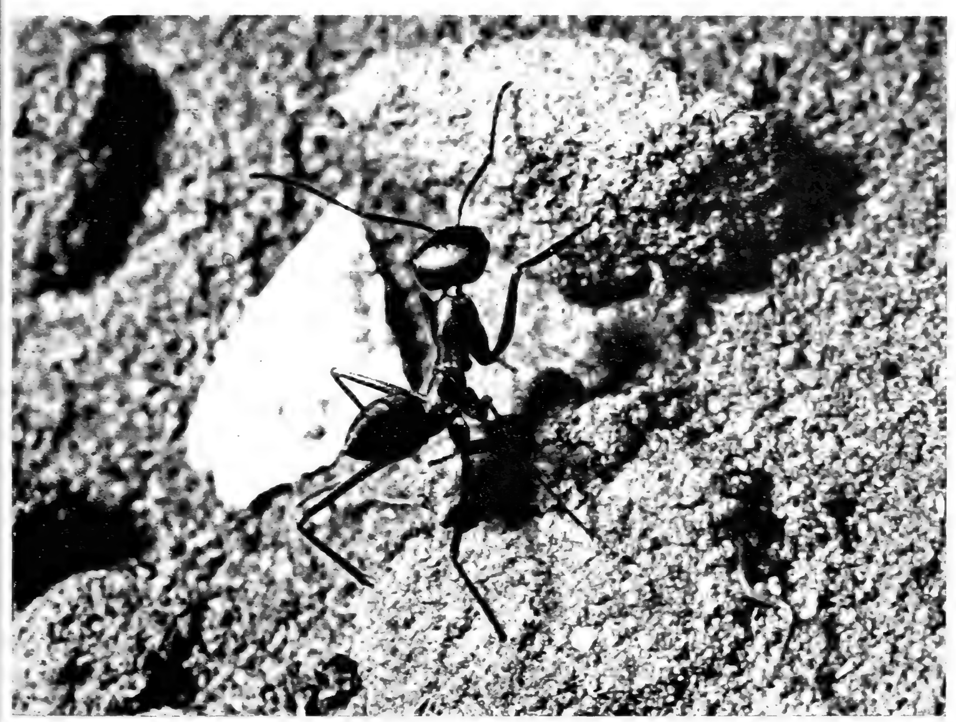


Abb. 1.
Cataglyphis bicolor. Für die einzeln jagenden, hochbeinigen Ameisen ist der im Lauf aufgestellte Gaster charakteristisch.

Ihre Nester fallen oberflächlich nur als kleine Öffnungen auf, die jeweils von einem Sandwall umgeben und zu kleinen Kolonien angeordnet sind. Bei den an der Oberfläche erscheinenden Tieren gibt es zwar alle Übergänge zwischen den einzelnen Grössenklassen, doch lassen sich durch individuelle Markierung unter ihnen zumindest zwei Funktionstypen abgrenzen: erstens Individuen, die mit dem Nestbau beschäftigt sind und daher „Graber" (*diggers*, D) genannt werden sollen, und zweitens die jagenden und Insekten eintragenden Tiere, die — hier als „Jäger" (*hunters*, H) bezeichnet — meistens die grössten Individuen stellen. Wie in Abb. 2 dargestellt, wurden für beide Gruppen getrennte Ver-

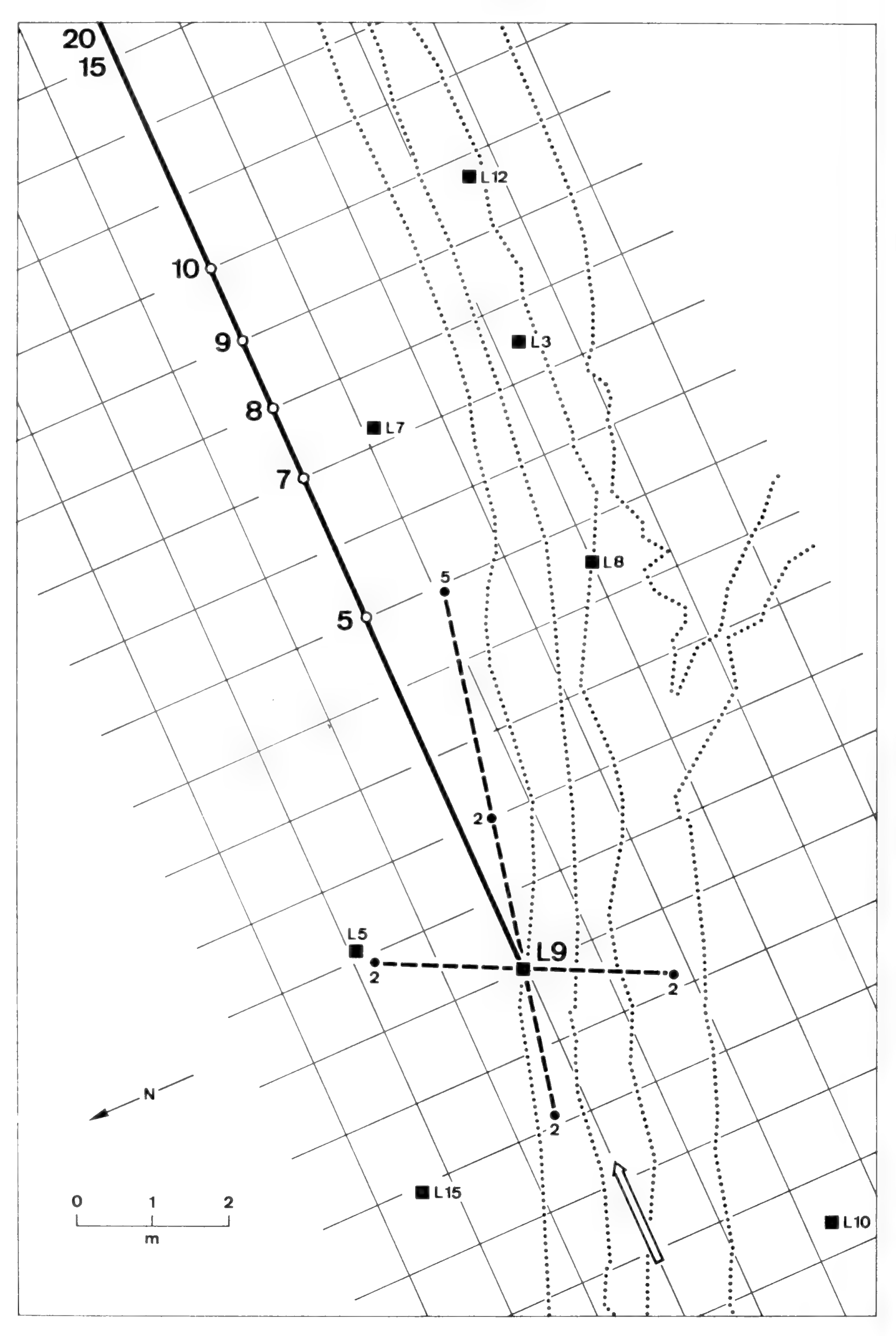


ABB. 2.

Skizze des Versuchsgeländes. Der dargestellte zentrale Teil des Versetzungsbereichs ist von schütterer Vegetation bedeckt (:::: Sandwege) und wird von einem feinfädigen Koordinatennetz zur genauen Aufnahme der Rückläufe überspannt. Die Versetzungsprogramme für „Graber" (D) und „Jäger" (H) sind angegeben.

■ Öffnungen der Nester, die insgesamt zu einer Kolonie zusammengeschlossen sind; ● Auflasspunkt der DD; ○ Auflasspunkt der HH (mit Angabe der Versetzungsentfernung in m); ⇐ Rückkehr-Richtung der HH aus dem Jagdgebiet >40 m westlich des Nestes L9.

setzungsprogramme durchgeführt. Die Skizze zeigt den zentralen Teil des Versetzungsgeländes mit der Mehrzahl der kontrollierten Nester, die im gegenseitigen Individuenaustausch stehen, insbesondere mit Nest L9, dem alle zu den Versetzungsexperimenten verwendeten Tiere entstammen. Der gesamte Versetzungsbereich war mit einem feinfädigen Koordinatennetz von 1 m Maschenweite überzogen, um die Läufe der Ameisen spurgetreu auf entsprechende Protokollblätter aufnehmen zu können. Während die DD im Nahbereich in alle Himmelsrichtungen versetzt wurden, wählten wir von den HH nur solche Tiere, deren Jagdgelände mehr als 40 m westlich vom Nest lag. Auf ihren folglich nach E orientierten Rückläufen wurden die tags zuvor individuell markierten Tiere in 0,5—1,5 m Entfernung vom Nest mit Hilfe kleiner Kunststoffkapseln abgefangen, um 180° zur ursprünglichen Laufrichtung versetzt und dann stufenweise in 5—20 m Entfernung vom Nest freigelassen. Auf diese Weise kann die Orientierung nach dem Sonnenstand mit der nach terrestrischen Marken in Konkurrenz gesetzt werden; denn eine Bikomponenten-Navigation nach Sonnenazimut und -höhe ist bei diesen geringen Versetzungsentfernungen natürlich nicht möglich. Anhand der protokollierten Spurkurven und der gestoppten Laufzeiten ergeben sich als Mass der Rückkehr-Leistung mehrere Parameter: die Laufrichtung, die Rückkehrrate und die Rückkehrgeschwindigkeit. Zum Vergleich der DD und HH seien zunächst die beiden letzten Messgrössen herangezogen.

Der Prozentsatz der positiven Läufe, d.h. der Läufe, die im gewählten Zeitintervall von 15 min. zum Nest zurückführen, liegt bei den DD deutlich niedriger als bei den HH (Abb. 3), obwohl letztere ja in die Gegenrichtung zu ihrem normalen Jagdgebiet versetzt wurden, von dem sie noch aus Entfernungen von bis zu 50 m gerichtet heimorientiert laufen. Auch zeigen die DD signifikant höhere Rückkehrzeiten ($p < 0{,}001$) als die HH (Abb. 4) — beides Ergebnisse, die den geringen Grad der Ortskenntnis bei den DD demonstrieren. Schon die grosse Zahl der Suchläufe, die die DD selbst bei geringen Versetzungsentfernungen ausführen, lässt diesen Unterschied klar erkennen. Dagegen verlaufen die Läufe der HH meistens geradlinig über grössere Entfernungen hinweg, so dass sich nur hier die Frage prüfen lässt, wie diese Läufe der HH bezüglich Sonnenazimut einerseits und Geländemarken andererseits richtungsorientiert sind.

Das methodische Vorgehen sei anhand der Abb. 5 kurz erläutert: Vom Auflasspunkt aus werden in Kreisdiagramme, die verschiedenen Laufdistanzen entsprechen, die jeweiligen Laufrichtungen eingetragen, wie sie sich aus den protokollierten Spurkurven ablesen lassen. Die Richtung 0° kennzeichnet dabei die Sollrichtung, d.h. die Richtung zum Nest. Für jede Laufdistanz (DR) resultiert auf diese Weise eine zirkuläre Verteilung von Richtungsangaben, aus der sich nach statistischen Methoden kreisverteilter Messdaten (Batschelet, 1965) ein mittlerer Vektor berechnen lässt. Er gibt die mittlere Orientierungsrichtung α_m sowie — in Form seiner Länge — die Streuung a der Laufrichtungen an. Überschreitet

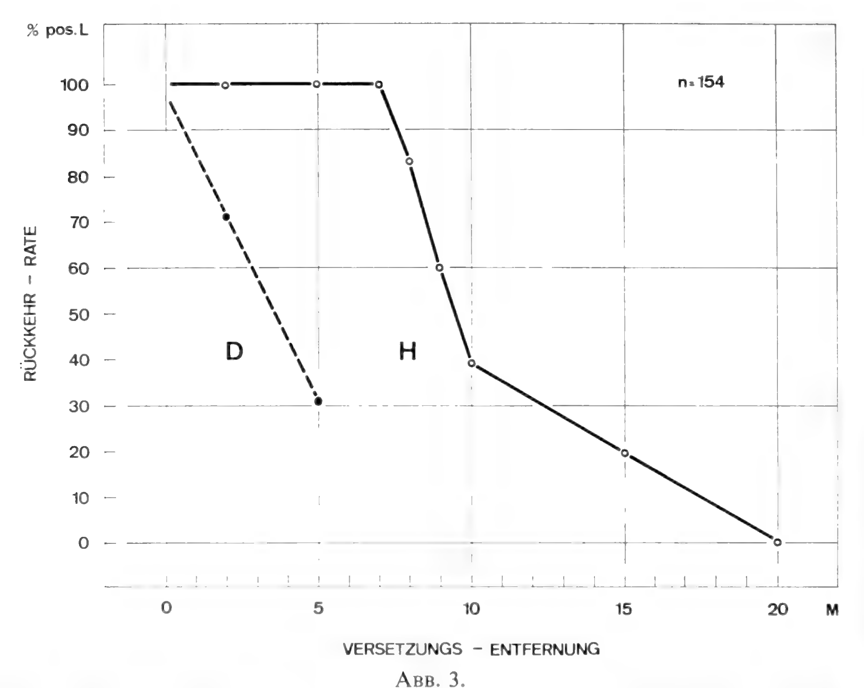


Abb. 3.

Rückkehr-Rate der „Graber" (D, ●) und „Jäger" (H, ○) aus verschiedenen Versetzungsentfernungen (Versetzungsrichtungen s. Abb. 1). Als positive Läufe (pos. L.) werden jene gewertet, die im Zeitintervall von 15 min. zum Nest zurückführen. Die übrigen Tiere erreichen das Nest — wenn überhaupt — meistens erst nach mehrstündigen Suchläufen.

10^{-2} min m^{-1}

250
200
150
100
50
0

RÜCKKEHR – ZEIT

D

H

0
5
10
15
M

VERSETZUNGS – ENTFERNUNG

Abb. 4.

Rückkehr-Zeiten der „Graber" (D, ●) und „Jäger" (H, ○). Als Streuungsmass sind die mittleren Fehler σ_m des Mittelwertes angegeben.

diese Länge die durch den kleinen Querstrich angedeutete Marke, ist die angegebene Vorzugsrichtung mit $p < 0{,}01$ gesichert. Als Ergebnis sei am Beispiel der Abb. 5 nur hervorgehoben, dass die mittleren Orientierungsrichtungen mit zunehmender Entfernung vom Auflassungspunkt in die Sollrichtung einpendeln.

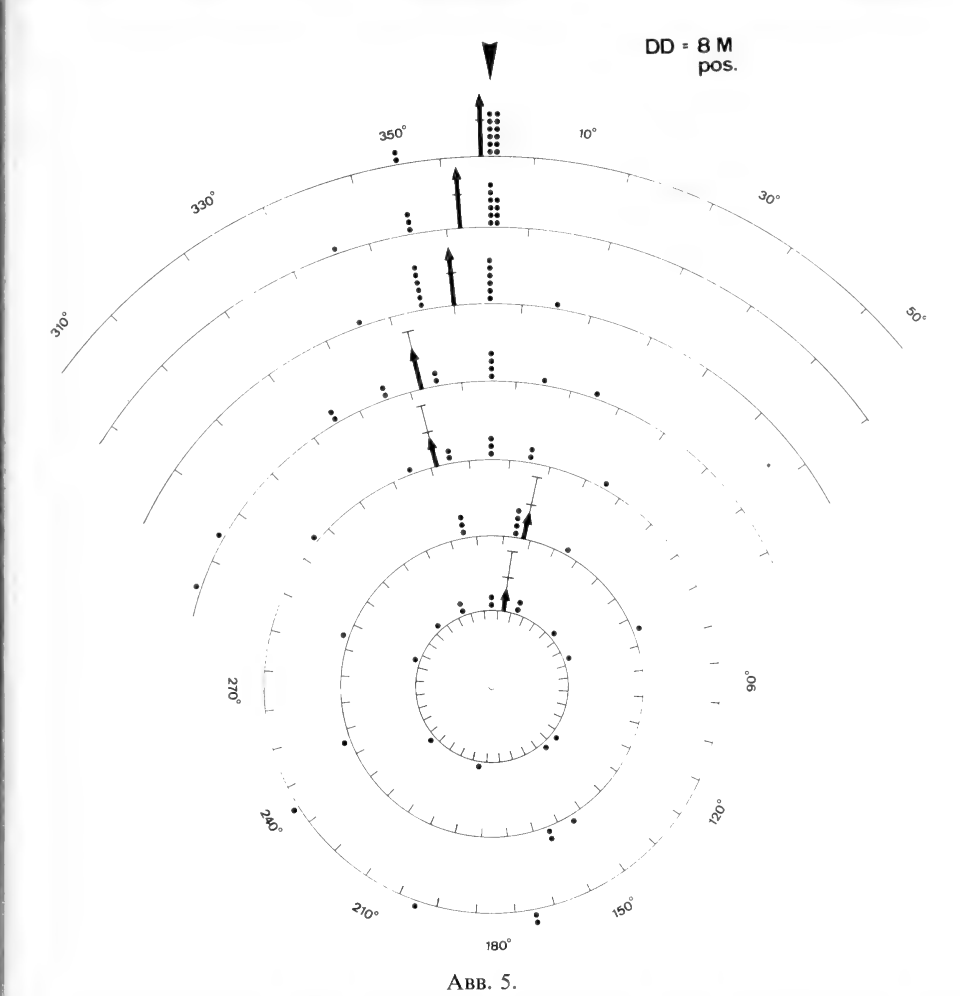


ABB. 5.

Die Richtungsorientierung nach verschiedenen Laufdistanzen DR ($1 \leqslant DR \leqslant 7$ m) bei einer Versetzungsentfernung von DD = 8 m. Die Vektoren geben die mittlere Orientierungsrichtung und — in Form ihrer Länge a — die Streuung der Einzelwerte (●) an. Der 1. Querstrich auf der Linie in Fortsetzung des Vektors markiert den a-Wert, für den $p = 0{,}01$ gilt, der 2. Querstrich $a = 1$. ▼ Nestöffnung.

Wie Abb. 6 zeigt, ist das jedoch nur der Fall, wenn der Auflassungspunkt nicht weiter als 10 m von der Nestöffnung entfernt liegt (*a*). Bei Auflässen aus 15 und 20 m Entfernung weicht die mittlere Orientierungsrichtung dagegen um

nahezu 180° von der Sollrichtung ab, wenn man sie nach 5 m Laufdistanz berechnet (*b*). Werden die mittleren Vektoren für eine Laufdistanz von DR = 3 m bestimmt, liegen sie bei den positiven Läufen ebenfalls in der Sollrichtung (*c*, *d*), bei den negativen, die ja schon bei den Versetzungen in 8—10 m Entfernung auftreten (s. Abb. 3), jedoch wie bei den Fernauflässen (*b*) in der Gegenrichtung (*e*). Diese Gegenrichtung ist aber jene, die die HH normalerweise bei der Rückkehr aus dem Jagdgebiet einhalten.

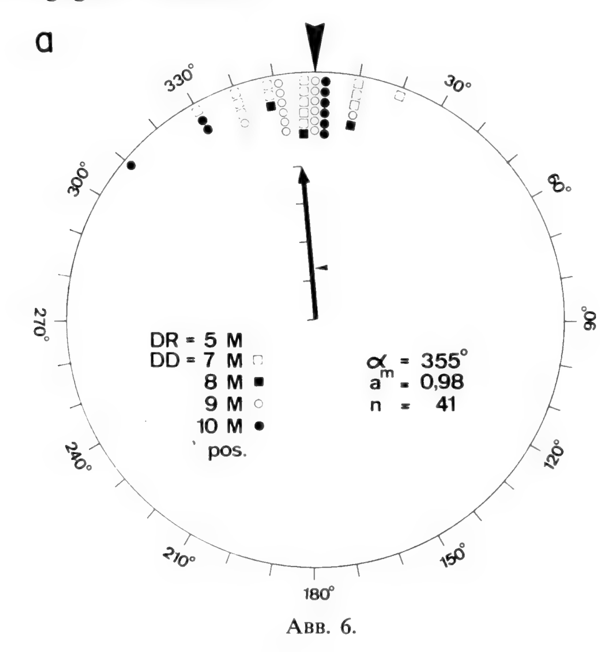


Abb. 6.

Damit ist folgende Beweisführung möglich: Der normale Laufkurs wird bei *Cataglyphis bicolor* sowohl nach Geländemarken als auch nach dem Sonnenazimut festgelegt. Beide Orientierungsmechanismen lassen sich jedoch durch die hier geschilderte Versetzung in die Gegenrichtung entkoppeln. Nach Auflässen im Nahbereich erfolgt die Orientierung dann entgegen dem erlernten menotaktischen Sonnenkurs. Auf diesen wird erst dann umgeschaltet, wenn die Tiere aus dem durch bekannte Horizontmarken charakterisierten Bereich heraus versetzt werden. Als sinnesphysiologisch relevante Frage bleibt nun zu prüfen, wie diese Horizontmarken im Sehfeld verteilt sein müssen, um für den Aufbau der detaillierten optischen Ortskenntnis von *Cataglyphis bicolor* reizwirksam zu werden.

The investigation reported here was carried out in March and April 1968 at the Experimental Citrus Station, Ministry of Agriculture, near Ramla (Israel). It was supported by the *Thyssen* Foundation (Western Germany) and the *Hescheler*

Foundation (Switzerland). I thank Prof. Dr. M. Lindauer, Frankfurt-M, Prof. Dr. E. Hadorn, Zürich, and Dr. Bar Cohen, Tel Aviv, for their advice and support as well as Dr. R. Menzel, Frankfurt-M, cand. phil. P. Müller, Zürich, and cand. phil. P. Lutz, Zürich, for their help and assistance in the experiments.

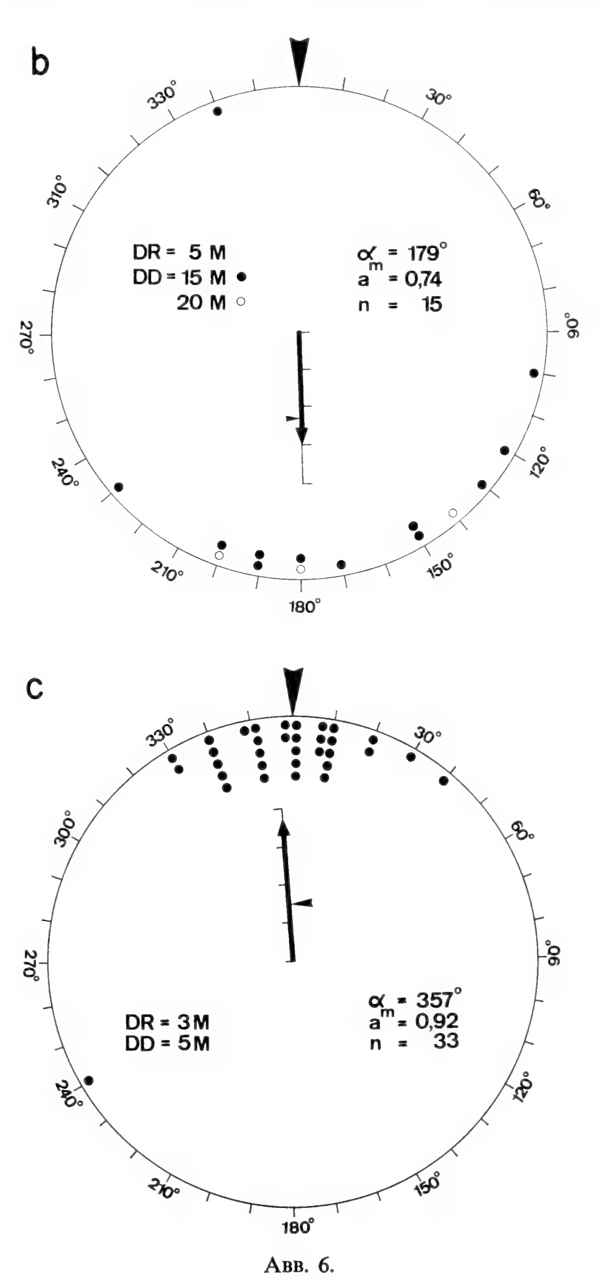


ABB. 6.

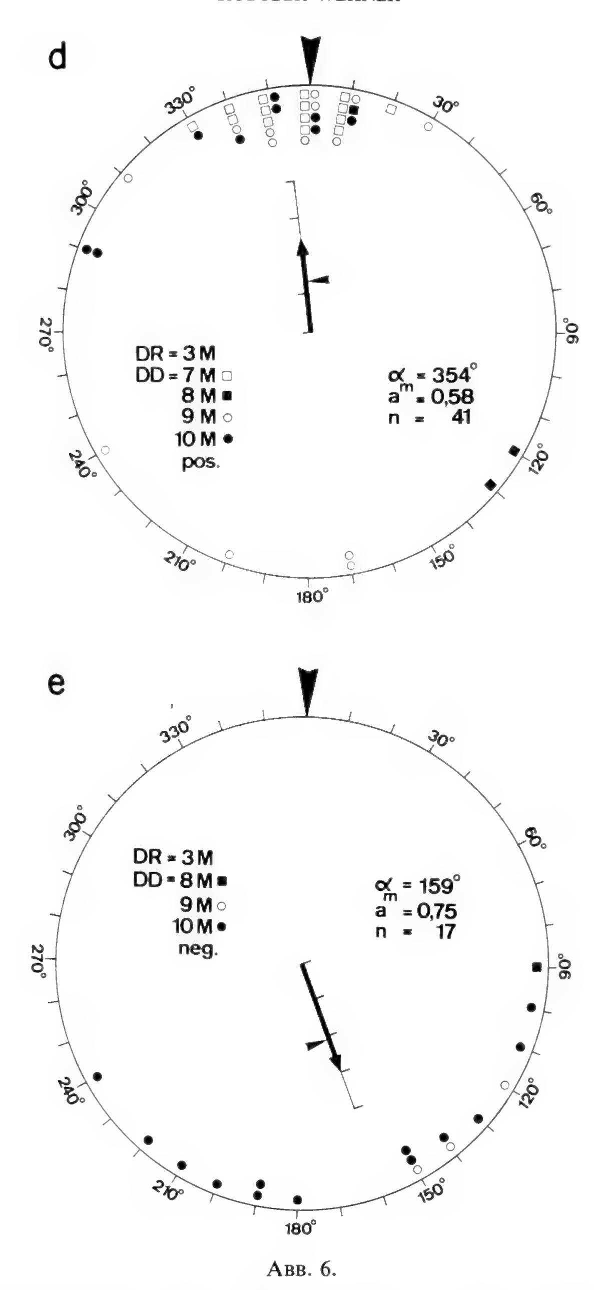


ABB. 6.

Die Richtungsorientierung nach einer Laufdistanz von DR = 5 m (*a*, *b*) und DR = 3 m (*c*, *d*, *e*) für Versetzungsentfernungen DD von $5 \leqslant DD \leqslant 20$ m. Die Richtung α_m des Vektors repräsentiert die mittlere Orientierungsrichtung, die Länge *a* die Streuung der Einzelwerte. Die kalibrierte Linie in Richtung des Vektors bezeichnet $a = 1$. Überschreitet die Länge des Vektors den durch ▶ gekennzeichneten Wert, ist α_m mit $p < 0{,}01$ gegenüber Gleichverteilung gesichert. *n* Anzahl der Versetzungsexperimente; *pos* positive Läufe; *neg* negative Läufe (s. Legende von Abb. 2); ▼ Sollrichtung (Richtung zum Nest).

LITERATUR

BAERENDS, G. P. 1941. *Fortpflanzungsverhalten und Orientierung der Grabwespe Ammophila campestris.* Tijdschr. Entomol. 84: 68-275.

BATSCHELET, E. 1965. *Statistical methods for the analysis of problems in animal orientation and certain biological rhythms.* Washington: The American Institute of Biological Sciences.

BECKER, L. 1958. *Untersuchungen über das Heimfindevermögen der Bienen.* Z. vergl. Physiol. 41: 1-25.

BRUN, R. 1914. *Die Raumorientierung der Ameisen.* Jena: G. Fischer.

CARTHY, J. D. 1951. *The orientation of two allied species of british ant. I. Visual direction finding in Acanthomyops (Lasius) niger.* Behaviour 3: 275-303.

CORNETZ, V. 1914. *Les Explorations et les Voyages des Fourmis.* Paris: E. Flammarion.

FRISCH, K. v. und M. LINDAUER. 1954. *Himmel und Erde in Konkurrenz bei der Orientierung der Bienen.* Naturwiss. 41: 245-253.

IERSEL, J. J. A. v., and J. v. D. ASSEM. 1964. *Aspects of orientation in the diggerwasp Bembix rostrata.* Anim. Behav. Suppl. 1: 145-162.

JANDER, R. 1957. *Die optische Richtungsorientierung der roten Waldameise (Formica rufa).* Z. vergl. Physiol. 40: 162-238.

MEDER, E. 1958. *Über die Einberechnung der Sonnenwanderung bei der Orientierung der Honigbiene.* Z. vergl. Physiol. 40: 610-641.

RAU, P. 1929. *Experimental studies in the homing of the carpenter and mining bees.* J. comp. Psychol. 9: 35-70.

SANTSCHI, F. 1911. *Observations et remarques critiques sur le mécanisme de l'orientation chez les fourmis.* Rev. Suisse Zool. 19: 303-338.

SCHIFFERER, I., cit. K. v. FRISCH. 1950. *Die Sonne als Kompass im Leben der Bienen.* Experientia 6: 210-221.

TINBERGEN, N. und R. J. v. D. LINDE. 1938. *Über die Orientierung des Bienenwolfes (Philanthus triangulum). IV. Heimflug aus unbekanntem Gebiet.* Biol. Zbl. 58: 425-435.

UCHIDA, T., and M. KUWABARA. 1951. *The homing instinct of the honeybee, Apis mellifica.* J. Fac. Sci., Hokkaido Univ. Ser. VI, Zool. 10: 87-96.

VOWLES, D. M. 1950. *Sensitivity of ants to polarized light.* Nature 165: 282-283.

— 1954. *The orientation of ants. II. Orientation to light, gravity and polarized light.* J. exp. Biol. 31: 356-375.

WOLF, E. 1926. *Über das Heimkehrvermögen der Bienen. I.* Z. vergl. Physiol. 3: 615-691.

— 1927. *Über das Heimkehrvermögen der Bienen. II.* Z. vergl. Physiol. 6: 221-254.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 75 — FASCICULE 4

IMPRIMÉ EN SUISSE

FEB 70
N. MANCHESTER,
INDIANA

AMNH LIBRARY
100163686